

SÉRIE A, N° 2999.
N° D'ORDRE : 3871.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Hélène CHARNIAUX-COTTON

Première thèse : CROISSANCE, RÉGÉNÉRATION ET DÉTERMINISME ENDOCRINIEN DES CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES D'*Orchestia gammarella* (PALLAS) CRUSTACÉ AMPHIPODE.

Deuxième thèse : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 13 avril 1956 devant la Commission d'examen.

MM. PRENANT *Président.*

GRASSÉ } *Examineurs.*

TEISSIER }

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1957



Digitized by the Internet Archive
in 2026

SÉRIE A, N° 2999.
N° D'ORDRE : 3871.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Hélène CHARNIAUX-COTTON

Première thèse : CROISSANCE, RÉGÉNÉRATION ET DÉTERMINISME ENDOCRINIEN DES CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES D'*Orchestia gammarella* (PALLAS) CRUSTACÉ AMPHIPODE.

Deuxième thèse : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 13 avril 1956 devant la Commission d'examen.

MM. PRENANT *Président.*
GRASSÉ } *Examineurs.*
TEISSIER }

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1957

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen J. PÉRÈS.

PROFESSEURS

MM.		MM.		
G. JULIA	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	L'HÉRITIER T	Génétique.
E. DARMOIS	T	Enseignement de Physique.	GRIVET T	Radioélectricité.
FOCH	T	Mécanique physique et expérimentale.	PONCIN T	Mécanique des fluides.
PAUTHENIER	T	Électrotechnique générale.	THIRY T	Mécanique appliquée.
DE BROGLIE	T	Théories physiques.	DUBREIL T	Arithmétique et Théorie des nombres.
JOB.	T	Chimie générale.	QUELET T	Chimie organique.
PRENANT	T	Anatomie et Histologie comparées.	CAGNIARD T	Géophysique appliquée.
GARNIER	T	Géométrie supérieure.	CHAMPETIER T	Chimie macromoléculaire.
PÉRÈS	T	Mécanique des fluides et applications.	CUVILLIER T	Géologie structurale et Géologie appliquée.
LAUGIER	T	Physiologie générale.	JUNG T	Pétrographie.
M. CURIE	T	Physique (P. C. B.).	TRILLAT T	Microscopie et diffraction électronique.
BARRABE	T	Géologie structurale et Géologie appliquée.	WIEMANN T	Chimie organique structurale.
G. DARMOIS	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.	JACQUINOT T	Spectroscopie et Physique céleste.
J. BOURCART	T	Géographie physique et Géologie dynamique.	VASSY T	Physique de l'atmosphère.
PLANTEFOL	T	Botanique.	DESTOUCHES	Théories physiques.
GRASSE	T	Évolution des êtres organisés.	M. PRUVOST T	Géologie.
PRÉVOST	T	Chimie organique.	AMIEL T	Chimie (P. C. B.).
BOULIGAND	T	Application de l'analyse à la géométrie.	HOCART T	Minéralogie.
CHAUDRON	T	Chimie appliquée.	J.-P. MATHIEU T	Physique (P. C. B.).
WYART	T	Minéralogie.	COUTEAUX T	Biologie animale (P. C. B.).
TEISSIER	T	Zoologie.	MAY	Biologie animale (P. C. B.).
MANGENOT	T	Biologie végétale.	CHOQUET T	Calcul différentiel et intégral.
P. AUGER	T	Physique quantique et Relativité.	FELDMANN	Biologie (P. C. B.).
MONNIER	T	Physiologie des fonctions.	GUINIER T	Physique (P. C. B.).
PIVETEAU	T	Géologie.	JOST T	Biologie (P. C. B.).
ROCARD	T	Physique (E. N. S.).	FORTET T	Calcul des probabilités.
H. CARTAN	T	Mathématiques (E. N. S.).	SCHWARTZ T	Méthodes mathématiques de la Physique.
LAFFITTE	T	Chimie générale.	CHOUARD T	Physiologie végétale.
FAYARD	T	Mécanique générale.	MALAVARD T	Aviation.
COULOMB	T	Physique du Globe.	BRELOT T	Calcul différentiel.
M ^{lle} COUSIN	T	Biologie animale (P. C. B.).	NORMANT T	Chimie (P. C. B.).
CHRÉTIEN	T	Chimie minérale.	BÉNARD T	Chimie (P. C. B.).
P. DRACH	T	Zoologie.	BUVAT T	Botanique (É. N. S.).
KASTIER	T	Physique.	DUGUÉ T	Statistiques mathématiques.
LEHRUSSE	T	Génétique.	GÉLOSO	Chimie (S. P. C. N.).
WURMSER	T	Biologie physico-chimique.	SOULABRAC T	Psychophysiologie.
RIVIÈRE	T	Géologie (S. P. C. N.).	ULRICH T	Physiologie végétale.
GAUTHERET	T	Biologie végétale (P. C. B.).	MARÉCHAL T	Optique théorique et appliquée.
LUCAS	T	Recherches physiques.	KIRRMANN T	Théories chimiques.
A. THOMAS	T	Biologie cellulaire.	CHADEFAUD	Botanique.
ARNULF	T	Optique appliquée.	DESTRIAU	Physique (M. P. C.).
M. MORAND	T	Physique.	M ^{lle} LE BRETON	Physiologie générale.
SOLEILLET	T	Physique.	SALEM	Mathématiques générales.
FORTIER	T	Mécanique expérimentale des fluides.	LELONG T	Mathématiques générales.
DANJON	T	Astronomie.	DEVILLERS	Anatomie et Histologies comparées.
FROMAGEOT	T	Chimie biologique.	EHRESMANN T	Topologie algébrique.
LAPORTE	T	Physique générale et radioactivité.	FRANÇON	Physique (M. P. C.).
JANET	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	GLANGEAUD T	Géographie physique et Géologie dynamique.
PETIT	T	Biologie maritime.	GODEMENT T	Mathématiques (M. P. C.).
QUENEY	T	Météorologie et Dynamique atmosphérique.	PISOT T	Calcul des probabilités.
GALLIEN	T	Embryologie.	E. ROCH T	Géologie.
EICHHORN	T	Biologie végétale (P. C. B.).	SCHATZMANN	Astrophysique.
DE CUGNAC	T	Biologie végétale (P. C. B.).	TERMIER T	Paléontologie stratigraphique.
M ^{lle} CAUCHOIS	T	Chimie physique.	ZAMANSKY T	Mathématiques générales.
THELLIER	T	Physique du Globe.	JOLIOT T	Physique nucléaire et radioactivité.
AUDUBERT	T	Electrochimie.		

Secrétaire générale C. MONIER.



CROISSANCE, RÉGÉNÉRATION ET DÉTERMINISME ENDOCRINIEN DES CARACTÈRES SEXUELS D'*ORCHESTIA GAMMARELLA* (PALLAS) CRUSTACÉ AMPHIPODE

Par Hélène CHARNIAUX-COTTON

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	413
-------------------	-----

PREMIÈRE PARTIE.

Quelques traits du développement postembryonnaire et de la reproduction d'*Orchestia gammarella*. Conditions d'élevage.

- I. *Caractères morphologiques. Biotopes. Récoltes* (416). — II. *Conditions d'élevage* (418). — III. *Diagnose des étapes du cycle d'intermue* (419). — IV. *Développement postembryonnaire* (423) : 1. Les mues au cours du développement postembryonnaire (423) ; 2. Mue de puberté (425) ; 3. Variation de la durée des intermues. Synchronisme des intermues dans une population (426). — V. *Reproduction* (427) : 1. Cycle de reproduction (427) ; 2. Accouplement (429) ; 3. Ponte et incubation (431).

DEUXIÈME PARTIE.

Croissance et régénération de quelques variants sexuels.

Chapitre I. — Croissance relative de quelques variants sexuels.....	433
---	-----

- I. *Historique* (433) : 1. Allométrie, étapes et discontinuités de croissance (433) ; 2. Travaux antérieurs relatifs aux Amphipodes (436). — II. *Matériel et techniques* (437) : 1. Récolte et technique de mesure (437) ; 2. Calcul des constantes biométriques (438) ; 3. Comparaison des coefficients d'allométrie (440). — III. *Morphologie et dimensions des variants sexuels étudiés* (441) : 1. Deuxième gnathopode des indifférenciés et des femelles (441) ; 2. Deuxième gnathopode des mâles (441) ; 3. Septième péréiopode (443) ; 4. Définition des dimensions (444) ; 5. Choix d'une longueur de référence (445). — IV. *Croissance des variants sexuels chez les indifférenciés* (446). — V. *Croissance des variants sexuels chez les femelles* (448) : 1. Résultats biométriques (448) ; 2. Comparaison entre les croissances des variants sexuels chez les femelles et les indifférenciés (450). — VI. *Croissance des variants sexuels chez les mâles* (451) : 1. Étape juvénile (452) ; 2. Étape postpubérale (454) ; 3. Étape intermédiaire (455) : A. Interprétation de l'étape intermédiaire et des autres étapes (457) ; B. Observations sur le raccourcissement du carpopodite du deuxième gnathopode (461) ; 4. Croissance du méropodite du septième péréiopode (465). — VII. *Conclusions* (467).

Chapitre II. — Action des facteurs externes sur la croissance des variants sexuels.**Races locales**..... 470

- I. *Variation saisonnière de la croissance des variants sexuels chez les mâles* (470) :
 1. Comparaison des récoltes faites à Bloiscon en août et mars (471) ; 2. Comparaison des récoltes faites au bord de la Penzé en septembre et novembre (476) ; 3. Comparaison de deux récoltes faites à Locquêmeau en août (479) ; 4. Résumé des résultats (480). — II. *Croissance comparée des populations de Locquêmeau, Bloiscon et Penzé* (481) : 1. Comparaison des étapes de croissance allométrique (481) ; 2. Comparaison des étapes de discontinuité (483) ; 3. Croissance chez les indifférenciés (486). — III. *Étude de l'action des facteurs externes au moyen d'élevages* (487). — IV. *Conclusions* (490).

Chapitre III. — Étude morphologique et biométrique de la régénération du deuxième gnathopode..... 492

- I. *Introduction* (492). — II. *Étude morphologique de la régénération du deuxième gnathopode* (493) : 1. Les processus de la régénération chez les Crustacés (493) ; 2. Processus de la régénération chez *Orchestia gammarella* (494) ; 3. Formes des régénérats (496). — III. *Étude biométrique de la régénération du deuxième gnathopode* (497) : 1. Méthodes (497) ; 2. Régénération du deuxième gnathopode chez les femelles (499) ; 3. Régénération du deuxième gnathopode chez les mâles (500). — IV. *Conclusions* (506).

TROISIÈME PARTIE.

Déterminisme endocrinien des caractères sexuels.**INTRODUCTION**..... 508**Chapitre I. — Déterminisme de la présence des soies ovigères, caractère lié à l'incubation**..... 511

- I. *Cycle et genèse des soies marginales des oostégites* (511) : 1. Cycle des soies marginales des oostégites (511) ; 2. Genèse des soies marginales des oostégites (513). — II. *Castration chirurgicale des femelles* (515) : 1. Technique opératoire (515) ; 2. Castration avant la première ponte (515) ; 3. Castration des femelles en période de reproduction (517) ; 4. Effet de la castration sur les oostégites et la durée de l'intermue (518). — III. *Implantation d'ovaires dans les femelles ovariectomisées* (519) : 1. Techniques opératoires (519) ; 2. Résultats expérimentaux (519). — IV. *Conclusions* (520).

Chapitre II. — Déterminisme des caractères sexuels mâles. La glande androgène..... 522

- I. *Considérations préliminaires* (522). — II. *Morphologie de la glande androgène* (523). — III. *Implantation de la glande androgène dans des femelles* (525) : 1. Techniques opératoires (525) ; 2. Évolution des femelles (525) ; 3. Comparaison des variants sexuels chez les femelles masculinisées et chez les individus normaux (532) ; 4. Appareil génital des femelles masculinisées (535) ; 5. Implantations hétéroplastiques (539). — IV. *Implantation d'ovaires dans des mâles* (539). — V. *Ablation des glandes androgènes* (540) : 1. Technique opératoire (540) ; 2. Évolution des mâles après ablation totale des glandes androgènes (540) ; 3. Évolution des mâles après ablation partielle des glandes androgènes (542). — VI. *Conclusions* (542).

Chapitre III. — Déterminisme des caractères sexuels femelles..... 545**CONCLUSIONS**..... 546**RÉSUMÉ**..... 550**BIBLIOGRAPHIE**..... 552**APPENDICE : planches**..... 560

INTRODUCTION

Sur les indications de M. le professeur Georges TEISSIER, j'ai entrepris l'étude biométrique de la croissance relative de quelques variants sexuels du Crustacé Amphipode : *Orchestia gammarella*. L'importance du dimorphisme sexuel présenté par les gnathopodes et les septièmes péréiopodes et la possibilité de récolter des individus de toutes tailles dans une même station faisaient de cette espèce un matériel tout désigné pour une telle étude. d'autant plus que j'ai pu mettre au point une technique d'élevage au laboratoire tout à fait satisfaisante. Les résultats obtenus ont justifié pleinement ce choix.

Ayant effectué des récoltes en des stations et à des époques différentes, je fus amenée, pour préciser mes résultats, à analyser l'influence des facteurs externes sur la croissance des variants sexuels. Cette influence avait rarement été étudiée ; j'ai abordé ce problème par deux méthodes : d'une part la comparaison des récoltes faites dans divers biotopes et en diverses saisons et d'autre part les élevages au laboratoire.

Dans une autre direction, celle de la régénération quantitative, les travaux effectués sur les Crustacés sont également peu nombreux. Un phénomène particulier de la croissance des variants sexuels, le raccourcissement d'un article, m'a incitée à faire une étude morphologique et biométrique de la régénération du deuxième gnathopode, étude qui trouve place aussi dans le cadre général de cette thèse.

Les modalités de la croissance des variants sexuels ainsi étudiées dans le détail mettent en évidence diverses étapes que l'on est naturellement amené à chercher à interpréter. Mais, comme l'écrivait TEISSIER (1953) : « Nous nous trouvons malheureusement arrêtés dès le début par des difficultés qui nous empêchent de dépasser, dans cet essai d'interprétation, le stade de l'hypothèse. Les données sur les corrélations humorales des Crustacés ou même sur leur physiologie sexuelle sont, en effet, encore peu nombreuses et souvent incertaines. » Ces remarques étaient encore valables ces dernières années, l'impossibilité généralement admise de réaliser chez les Crustacés des opérations chirurgicales apparaissant comme un obstacle à une étude du déterminisme des caractères sexuels par les méthodes habituelles de l'endocrinologie (ablation et implantation de glandes). Cependant, étant donnée la forme simple des gonades des *Orchestia gammarella*, je tentai (1952) la castration chirurgicale de ces animaux. J'ignorais alors que deux auteurs japonais : TAKEWAKI et NAKAMURA avaient réussi la gonadectomie de l'Isopode : *Armadillidium vulgare* ; à la suite de leurs

opérations, ces auteurs n'avaient d'ailleurs observé aucune modification des caractères sexuels. J'obtins assez rapidement la survie des animaux castrés. Je réussis ensuite l'implantation d'organes aux castrats. Ces opérations m'ont permis d'obtenir en trois ans un ensemble de résultats relatifs au déterminisme hormonal des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella*.

L'étude biométrique de la croissance des variants sexuels et les opérations de castration et d'implantation de glandes peuvent paraître des recherches de types très différents. Or les résultats de ces études diverses s'épaulent et se complètent pour faire avancer notre connaissance de la sexualité et de son déterminisme. Un des points originaux de nos recherches est justement d'avoir relié l'étude biométrique quantitative au déterminisme hormonal de la croissance des variants sexuels.

Les recherches sur le déterminisme des caractères mâles sont plus avancées que celles relatives aux caractères femelles. J'exposerai les résultats dont je dispose sur les caractères femelles, malgré leur caractère incomplet, étant donné l'intérêt qu'ils offrent tels quels et la nécessité de ne pas ajourner indéfiniment la présentation de l'ensemble.

Avant de commencer l'exposé des deux parties de mon travail : croissance et régénération de quelques variants sexuels, déterminisme endocrinien des caractères sexuels, je consacrerai quelques pages aux techniques d'élevages et aux observations sur le développement postembryonnaire et la reproduction dont certaines apportent des faits nouveaux ; je donnerai également les critères utilisés pour identifier sur le vivant les étapes du cycle d'intermue et qui m'ont servi constamment au cours de mes recherches.

C'est à M. G. TEISSIER, professeur à la Sorbonne et directeur de la Station biologique de Roscoff, que je dois d'avoir pu réaliser une vocation, un peu tardive peut-être, de zoologiste. Je lui suis infiniment reconnaissante de la confiance qu'il a bien voulu me témoigner en m'accueillant dans son laboratoire, puis au C. N. R. S., et en me proposant l'étude d'un matériel dont il avait pressenti l'intérêt.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance à M. P. DRACH, professeur à la Sorbonne, sous-directeur de la Station biologique de Roscoff, pour toutes les précieuses indications qu'il m'a fournies concernant la physiologie des Crustacés et l'aide qu'il m'a apportée dans mon travail.

M. le professeur P. GRASSÉ, membre de l'Institut, mon parrain au C. N. R. S., a suivi mon travail avec intérêt et sympathie. Je suis heureuse de lui adresser ici l'expression de ma respectueuse reconnaissance pour ses conseils et ses encouragements qui m'ont beaucoup aidée. Je le remercie, en outre, de prendre en charge la publication de ce mémoire dans la série des *Annales des Sciences naturelles*.

Je remercie très vivement M. le professeur M. PRENANT qui a bien voulu accepter de présider mon jury.

J'exprime ma respectueuse gratitude à M. le professeur L. FAGE, membre de l'Institut, qui m'a reçue à diverses reprises pour discuter de mes recherches.

Ma reconnaissance va également à M. le professeur A. VANDEL et M. le professeur E. WOLFF du Collège de France, qui ont témoigné de l'intérêt à mon travail et m'ont prodigué leurs encouragements, à MM. M. GABE, maître de recherches, et B. POSSOMPES, professeur au P. C. B., pour leurs conseils amicaux, à tous les collègues et amis qui m'ont aidée.

Le personnel de la Station biologique de Roscoff m'a toujours fourni avec une rare

rapidité le matériel demandé ; M^{me} O. LIORET et M^{lle} J. BIGLER, techniciennes du Laboratoire de Génétique évolutive de Gif-sur-Yvette, m'ont apporté leur aide amicale et consciencieuse en assurant notamment l'entretien des élevages. Je tiens à les remercier très sincèrement.

J'exprime ici toute ma reconnaissance à M^{lle} Y. NEEFS et à mon mari, E. COTTON, pour leurs conseils éclairés au cours de la rédaction de ce travail.

Il m'est agréable, enfin, de remercier MM. J. GAY, P. MANIGAULT et R.-H. NOAILLES, qui ont apporté le concours de leurs compétences à l'illustration de cette thèse ainsi que M^{lle} E. LENOBLE pour son aide précieuse à la réalisation de la partie matérielle.

PREMIÈRE PARTIE

QUELQUES TRAITS DU DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE ET DE LA REPRODUCTION D'*ORCHESTIA GAMMARELLA* CONDITIONS D'ÉLEVAGE

I. — Caractères morphologiques. Biotopes. Récoltes.

Les *Orchestia gammarella* (Pallas) sont des Crustacés Péracarides, appartenant à l'ordre des Amphipodes, au sous-ordre des Gammariens, à la famille des *Talitridæ*. Je rappellerai très brièvement leurs principaux caractères morphologiques en employant la nomenclature utilisée par Ed. CHEVREUX et L. FAGE dans la faune de France.

Comme tous les Gammariens, les *O. gammarella* ont le corps comprimé latéralement et arqué. La longueur moyenne des mâles est environ 1,8 cm : celle des femelles, plus faible, est environ 1,5 cm (fig. 1 et 2 de la planche I).

Les divisions du corps sont : la tête, le *péréion*, encore appelé *mésosome*, qui comprend 7 segments portant chacun une paire de pattes ou *péréiopodes*; le *pléon*, divisé en : *métasome*, dont chacun des 3 segments porte une paire de pléopodes, et *urosome*, dont chacun des 3 segments porte une paire d'uropodes.

Les premières antennes sont courtes. Comme chez les autres Amphipodes, leur pédoncule comprend 3 articles. Le flagelle ne comporte que 5 articles chez les grands individus.

Les secondes antennes sont longues et robustes. Le premier des 5 articles du pédoncule est soudé à la tête ; ceci est un caractère particulier aux *Talitridæ*. Le flagelle comporte au maximum 22 articles chez les mâles et 20 chez les femelles.

Les deux premières paires de pattes sont très différentes des autres et portent le nom de gnathopodes : *Gn1*, *Gn2*. Les gnathopodes présentent un dimorphisme sexuel important. Chez les mâles, les gnathopodes, et en particulier ceux de la deuxième paire, passent par des formes intermédiaires, au cours de leur évolution de la forme jeune à la forme adulte. Celles-ci ont provoqué des confusions de systématique (*O. brevidigitata* Bate et Westw. est un *O. gammarella* mâle à gnathopode de forme intermédiaire). La connaissance du développement complet est indispensable chez beaucoup d'Amphipodes pour éviter les erreurs de systématique. Les

4 paires de péréiopodes suivant les gnathopodes sont désignées par : *p3*, *p4*, *p5*, *p6*, *p7*.

Rappelons pour mémoire qu'un péréiopode se compose de 7 articles : le coxopodite, le basipodite, l'ischiopodite, le méropodite, le carpopodite, le propodite et le dactylopodite.

En récoltant des *Orchestia gammarella* dans la région de Roscoff, j'ai noté quelques points de leur écologie ; je ne présenterai pas ici une étude plus poussée de l'écologie des différentes espèces d'*Orchestia* de la région de Banyuls qui pourra faire l'objet d'une publication ultérieure.

Orchestia gammarella est une espèce sténotopique des rivages français. Cependant, on la trouve parfois à plusieurs centaines de mètres de la mer, sur la terre humide. Les mesures faites dans ces stations plus ou moins éloignées de la mer indiquent toujours une certaine salinité du sol, parfois très faible. BACKLUND (1945), en disposant des *O. gammarella* sur des substrats saturés avec différentes solutions d'eau de mer (0 à 200 p. 100), a constaté une préférence pour les basses salinités. Il en conclut que d'autres facteurs que la salinité doivent lier les *Orchestia* aux rivages.

Dans la région de Roscoff, les *O. gammarella* colonisent un biotope typique : fucus ou laminaires rejetés sur les plages de galets et dans un certain état de décomposition. Sur les plages peu battues par les vagues, s'étendent parallèlement plusieurs cordons d'algues suivant les différents niveaux de haute mer. L'humidité et les processus de décomposition varient d'un cordon à l'autre. Les *O. gammarella* se rassemblent sous les algues dont le degré d'humidité et de décomposition leur convient le mieux. Elles sont parfois en nombre tel qu'elles sont tassées les unes contre les autres.

Malgré leur possibilité de se déplacer rapidement par bonds, les *O. gammarella* sont des animaux sédentaires. Elles ne présentent pas de migrations journalières comme *Talitrus* ; elles ne quittent leur habitat que lorsqu'il ne leur convient plus. Les jeunes *O. gammarella* vivent avec les adultes. En hiver, les animaux s'enfoncent plus ou moins sous les galets ; ils mangent très peu, leur métabolisme se ralentit, la reproduction cesse.

Les *O. gammarella* peuvent vivre dans d'autres biotopes que celui précédemment décrit ; on les rencontre sur les plages de sable, de vase, ou sur la terre humide. A défaut d'algues, elles se blottissent sous des détritux, des pierres, dans l'herbe. Dans ces habitats, les populations sont beaucoup moins denses que dans le biotope typique.

Aux environs de Roscoff, j'ai toujours constaté que, dans un biotope typique, les *O. gammarella* ne cohabitent pas avec d'autres espèces de *Talitridæ*. Par contre, dans les autres biotopes, *O. gammarella* vit avec *O. méditerranæa*, *Talorchestia deshayesei*, *Talitrus saltator*.

Le biotope typique d'*O. gammarella*, en dehors de cette espèce qui est très abondante, renferme une faune très pauvre en espèces et individus. On y rencontre quelques *Ligia oceanica*. Quelques insectes sont commensaux d'*O. gammarella* : le staphilinide : *Cafius fucicola* Curtis, l'hydrophi-

lide: *Cerogon depressus* Stephen (1) et quelques espèces de mouches de la famille des Cecropidae (les larves des mouches vivent sous les algues : l'adulte vole peu et reste aussi dans le biotope).

Il est un point important de l'écologie des O. gammarella : c'est le fait que les populations des plages isolées sont elles-mêmes isolées. En effet, cette espèce ne s'immergeant pas, il n'y a pas ou très peu de transport par l'eau : d'autre part, *O. gammarella* ne peut franchir les obstacles qui séparent les plages, car elle se dessècherait. De soigneuses observations sur les *Orchestia* du sud de la Suède ont permis à DAHL (1946) de faire les mêmes constatations.

La récolte dans le biotope typique est relativement simple. Il suffit de soulever et secouer prestement un paquet d'algues au-dessus d'un bocal à large ouverture. La plupart des *O. gammarella* blotties dans les algues inférieures sont ainsi récoltées. Par contre, celles qui se tenaient sur les galets disparaissent rapidement. L'espèce vivant seule, il n'y a pas de tri à faire. C'est le cas des récoltes faites sur une plage de la pointe de Blosson (pointe ouest de la baie de Morlaix) et sur une plage de Locquémeau (Côtes-du-Nord).

J'ai récolté des *Orchestia* au bord de la Penzé, près du pont de chemin de fer. La Penzé est une rivière subissant les marées et dont l'eau est saumâtre; ses rives sont vaseuses. Les *Orchestia* se rencontrent sous les pierres, car il n'y a pas de laisses; on les trouve aussi dans l'herbe. Pour récolter les *Orchestia* sous une pierre, je soulève celle-ci et je balaie rapidement à la main les animaux vers l'ouverture d'un bocal placé horizontalement. Je ramasse ainsi la plupart des individus. La capture des *Orchestia* vivant dans l'herbe est très difficile.

O. gammarella vit sur les rives de La Penzé avec *O. mediterranea*. Le tri des animaux vivants est aisé à faire. En effet, chacune des espèces présente sur ses tergites un dessin caractéristique. Cependant, les grands mâles d'*O. mediterranea* ne possèdent plus ce caractère, mais la forme de leurs pinces permet alors de les identifier. Le tri des petits individus est assez difficile, car les dessins ne sont pas très visibles. Sur le matériel fixé dans l'alcool, la séparation des femelles des deux espèces est à peu près impossible; l'examen des pinces permet de séparer les mâles adultes; pour pouvoir séparer les jeunes mâles, il faut bien connaître les différentes formes présentées par les pinces au cours de leur croissance et qui se ressemblent dans les deux espèces.

II. — Conditions d'élevage.

DAHL (1946) estime que l'élevage des *Orchestia* est très difficile étant donné la sensibilité de ces animaux à la nature des processus chimiques qui se déroulent dans les algues en décomposition. J'ai cependant pu mettre au point une technique d'élevage

(1) Je dois cette détermination à l'amabilité de M. Guy COLAS.

qui m'a donné toute satisfaction. Les animaux se reproduisent parfaitement et peuvent être élevés indéfiniment loin de la mer. Ils sont placés dans des boîtes parallélépipédiques en matière plastique avec couvercle (le format le plus couramment employé est 9 cm × 20 cm de base et 8 cm de haut). Les parois latérales sont percées de petits trous à 1 ou 2 cm du fond afin que l'air puisse se renouveler au niveau des *Orchestia*. Les trous doivent être assez petits pour que les jeunes ne puissent s'échapper (dans des cristallisoirs en verre qu'il est impossible de perforer, les animaux meurent rapidement). Le fond des boîtes est garni de coton hydrophile ou de papier cellulosique imbibé d'eau de mer jusqu'à saturation. Il est très important qu'il n'y ait pas d'eau libre, sinon il se produit une putréfaction qui entraîne la mort des animaux. Les *O. gammarella* peuvent parfaitement vivre en ne mangeant que des algues. Dans la nature, lorsqu'elles trouvent dans les lisses le cadavre d'un crabe, d'une pieuvre, elles le dévorent. Pour rester près des conditions naturelles, j'ai essayé de leur donner à manger du crabe, mais j'ai constaté que ce supplément de soin n'améliorait pas les élevages.

Les *Orchestia* font une grande consommation d'algues en décomposition. Les algues employées proviennent des plages de Roscoff; ce sont surtout des fucus. Elles sont expédiées en caisses, bien tassées. A la réception, je les étale afin de les faire sécher pour les conserver. Au moment de l'emploi, les algues sont placées dans un cristallisoir avec de l'eau de mer pour qu'elles se réimbibent. Elles sont légèrement essorées pour qu'il ne reste pas d'eau libre et placées dans les boîtes à raison d'une poignée par boîte. Dans ces conditions, s'établit le processus de décomposition qui convient aux *O. gammarella*. Le coton ou le papier et les algues sont renouvelés chaque semaine. On peut élever ainsi dans chaque boîte une centaine d'individus. Pour économiser l'eau de mer, j'ai utilisé un mélange moitié eau de mer, moitié eau de ville.

Pour les élevages individuels, j'utilise des boîtes de Pétri. Leur faible hauteur permet un renouvellement convenable de l'air. Le fond est garni comme celui des boîtes de plastique. Il ne faut pas mettre trop de fucus, un morceau est préférable, mais il doit être dans l'état de décomposition adéquate (de couleur noire); en effet, l'*Orchestia* ne peut choisir l'algue qui lui convient comme dans les boîtes en matière plastique.

Les élevages sont faits dans une demi-obscurité, mais je pense que l'éclairage est assez indifférent, pourvu que les *O. gammarella* puissent se cacher sous les algues comme elles le font dans la nature. Il faut éviter l'insolation directe, qui risque d'occasionner une élévation mortelle de température.

III. — Diagnose des étapes du cycle d'intermue.

Comme tous les Crustacés, *O. gammarella*, au cours de sa croissance, se débarrasse périodiquement de son tégument rigide; elle en sort avec une nouvelle carapace formée sous l'ancienne bien avant la mue. L'*Orchestia*, couchée sur le côté, le corps recourbé, se détend brusquement plusieurs fois de suite, ce qui a pour effet de provoquer une rupture dorsale du tégument. Puis l'animal sort en quelques minutes de son exuvie; il dégage la partie antérieure et postérieure de son corps généralement en même temps.

LE ROUX (1933) a observé que chez les Gammariens « la rupture de la cuticule se produit au niveau de l'articulation du bord postérieur du céphalon avec le bord antérieur du premier segment du péréion, puis se prolonge latéralement des deux côtés, au niveau où les épimères s'unissent aux lames dorsales de tous les segments ». J'ai observé une particularité de l'exuviation chez *O. gammarella* ainsi que chez *O. montagui* et plusieurs espèces de *Hyale* (CHARNIAUX-LEGRAND, 1952) : la première fente se produit entre le premier et le deuxième segment du mésosome. DAVID (1936)

a fait la même constatation chez *Talitrus saltator*, et je pense qu'elle est valable pour toute la famille des *Talitridæ*. Les ruptures latérales sont les mêmes que pour les autres familles d'Amphipodes : il y a déchirure entre le premier tergite et les plaques coxales des premiers gnathopodes ; les déchirures s'arrêtent au niveau du quatrième ou cinquième segment.

J'ai constaté dans mes élevages qu'*O. gammarella* mue indifféremment à la lumière et à l'obscurité.

J'ai pu établir (CHARNIAUX-LEGRAND, 1952) une homologie entre les étapes du cycle d'intermue chez les Amphipodes et celles définies par P. DRACH chez les Décapodes (1939 et 1944). La formation des soies distales des pléopodes est utilisée pour repérer les stades de la dernière période de l'intermue, par des critères facilement observables sur le vivant et utilisables pour tous les Amphipodes.

Chez les *Talitridæ* terrestres, l'ongle des péréiopodes présente une précocité de formation très particulière : il possède déjà un étui squelettique quand débute la genèse des soies distales des appendices ; aussi l'ongle des péréiopodes offre des repères commodes pour le début du cycle d'intermue, mais seulement valables pour les *Talitridæ* terrestres. J'ai donc utilisé pour la division du cycle d'intermue d'*O. gammarella* l'ensemble : ongle et soie antéro-distale du propodite des péréiopodes. Il est facile et sans dommage pour l'animal d'amputer l'extrémité d'une patte et de l'observer au microscope ; cette opération peut être répétée plusieurs fois dans un intermue, (puisque'il y a 5 paires de péréiopodes).

Voici les périodes définies par DRACH (1939 et 1944) « valables en général pour toutes les classes de Crustacés », en tenant compte des quelques modifications récentes que l'auteur m'a communiquées oralement :

PÉRIODE A : suit immédiatement la mue. Le squelette tégumentaire a une consistance de membrane molle. Très courte.

PÉRIODE B : période de consolidation du squelette.

PÉRIODE C : le squelette s'achève. Période de stabilité.

PÉRIODE D : période de construction du futur squelette sous l'ancien.

Ces périodes sont subdivisées en étapes et stades suivant des critères observables sur le vivant.

Le tableau de correspondance entre l'ancienne et la nouvelle nomenclature des divisions du cycle d'intermue établi par DRACH est donné ci-après.

Chez *O. gammarella*, après l'exuviation, le squelette durcit et épaisse rapidement. La période A est courte et sa limite avec la période B très imprécise. Au moment de l'exuviation, la moitié distale de l'étui des soies est entièrement formée ; au cours du deuxième jour qui suit la mue, la matrice consolide la moitié proximale de l'étui de la soie. Pas plus que chez les Crevettes, l'achèvement du squelette n'est indiqué chez *O. gammarella* par un critère précis. Deux jours après l'exuviation, la cuticule semble avoir acquis son épaisseur définitive. Trois ou quatre jours après l'exuviation, l'épithélium du dactylopodite des péréiopodes se décolle du tégument et entraîne la matrice de l'ongle dont l'extrémité occupait la

ANCIENNE NOMENCLATURE
SPÉCIALE AUX CREVETTES.
1944.

NOMENCLATURE
GÉNÉRALE.

CRITÈRES VISIBLES
SUR LE VIVANT.

—	A	Squelette mou.
$A + B$	B_1	
C_x	B_2	Fin de l'épaississement intérieur des soies.
$C_x - C_3$	C	Achèvement du squelette ; sta- bilité.
C_3		
D'_{1a}	D_0	Décollement de l'épithélium.
$D'_{1b} - D'_{1c}$	D'_1	Formation de la fente circulaire dans les matrices trichogènes.
D''_1	D''_1	La fente atteint sa profondeur maximum.
D'_1	D''_1	Apparition des barbules.
D'_2	D'_2	Début de la sécrétion de la couche préexuviale du squelette.
D''_2	D''_2	Achèvement de la sécrétion préexuviale.
D_3	D_3	Fentes de déhiscence.

cavité de l'étui. Lorsque ce décollement débute, il est fort probable que la sécrétion de la cuticule postexuviale est terminée. La pointe de la

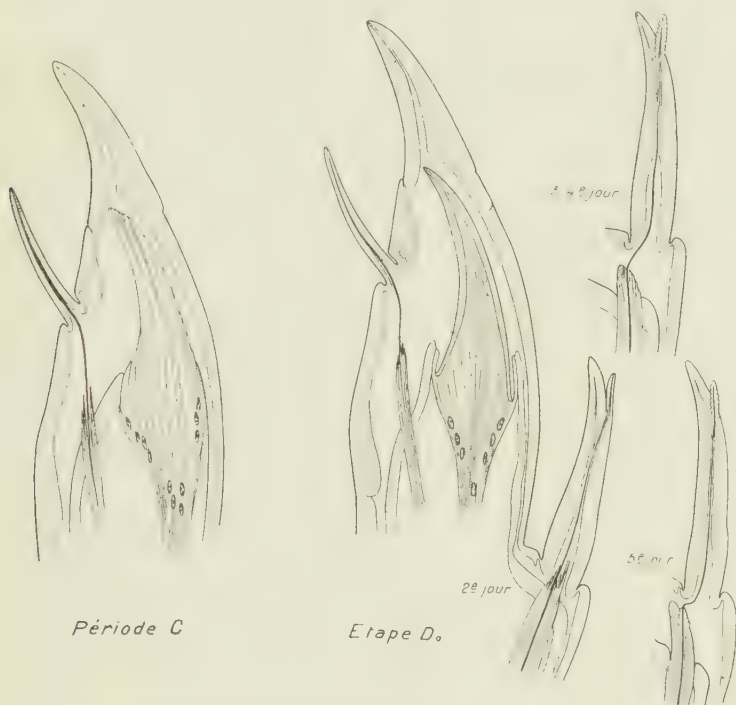


Fig. 1. — *Orchestia gammarella*. Dactylopodite et soie antéro-distale du propodite du quatrième périopode. Aspects, vus à travers le tégument, des matrices, de l'ongle et de la soie au cours de l'intermue.

matrice, en se rétractant, dessine la silhouette du futur ongle. Vers le sixième jour, quand la rétraction est terminée, apparaît une fente circulaire à la base de la pointe conique de la matrice. Sur la figure 1 est représentée une coupe optique du dactylopodite du quatrième périopode; la rétraction de l'épithélium et de la matrice de l'ongle est presque maximum, et la fente circulaire va bientôt se former. Lorsque celle-ci est terminée, vers le huitième jour après l'exuviation, la matrice commence à sécréter l'étui du nouvel ongle. Alors qu'il n'y a encore aucun décollement de l'épithélium dans le propodite, cet étui est déjà épais.

Cette précocité dans la formation de l'ongle ne se rencontre que chez les *Talitridæ* terrestres (CHARNIAUX-LEGRAND, 1952). Chez les autres Amphipodes, le décollement de l'épithélium du dactylopodite a lieu presque en même temps que celui de l'épithélium du propodite, ces décollements entraînant la rétraction des matrices de l'ongle et des soies (il n'existe qu'un très léger décalage entre le dactylopodite et le propodite, les phénomènes prémonitoires à la mue se propageant de l'extrémité vers la base des appendices).

Chez *O. gammarella*, je caractériserai l'étape D_0 par le décollement de l'épithélium dans l'angle antéro-distal du propodite, où il est très visible. L'étape D_0 est très importante et nous aurons souvent l'occasion d'en parler dans notre travail. Elle s'étend du début de ce décollement au début de la formation de la fente circulaire dans la matrice de la soie antéro-distale du propodite. Elle débute douze jours avant la mue et dure cinq jours. Dans les publications antérieures, cette étape D_0 était appelée : stade D'_{1a} . La figure 1 en représente les différents aspects.

Donc, lorsque le futur ongle présente un étui, on sait que l'étape D_0 est proche. Le début de cette étape est parfaitement repéré par le décollement de l'épithélium dans l'angle antéro-distal du propode. Le deuxième jour de l'étape D_0 , l'épithélium est nettement éloigné de la cuticule. En se rétractant, l'épithélium entraîne la matrice de la soie dont l'extrémité était logée dans l'embase de l'ancienne soie. Aussi, le troisième jour, la pointe de la matrice est bien visible, complètement dégagée. Le quatrième et le cinquième jour cette pointe s'organise. La fibre nerveuse qui traverse la matrice et aboutit à la pointe sensorielle de l'ancienne soie est très visible. Le cinquième jour, à l'endroit où la fibre sort de la matrice, se constitue la future pointe sensorielle.

La formation de la fente circulaire dans la matrice trichogène, qui caractérise le stade D'_1 , est très apparente. La fente circulaire se forme par étirement de la matrice en profondeur. J'exposerai mes observations sur ce stade à propos de la genèse des soies oxigères des oostégites (troisième partie).

Enfin l'étape D_2 , caractérisée par la sécrétion préexuviale de la cuticule, est également très visible.

En résumé, voici les critères des divisions du cycle d'intermue chez *O. gammarella*. Les durées indiquées sont valables pour un intermue d'au

moins vingt jours. La durée de la période *D* ainsi que le temps qui sépare l'exuviation du début de la formation de l'étui de l'ongle futur varient peu lorsque la durée de l'intermue augmente ; par contre, le temps séparant le début de la formation de l'étui de l'ongle du début de l'étape *D*₀ augmente avec la durée de l'intermue.

PÉRIODE *A* : squelette tégumentaire mou ; une douzaine d'heures.

PÉRIODE *B* : se termine avec l'achèvement de l'étui des soies, vers le deuxième ou troisième jour après l'exuviation.

PÉRIODE *C* : elle se subdivise aisément, grâce aux différents aspects du nouvel ongle : matrice peu rétractée ; matrice complètement rétractée ; formation de la fente circulaire ; sécrétion de l'étui de l'ongle.

PÉRIODE *D* : elle commence douze jours avant la mue. Elle se subdivise en :

Étape *D*₀ : décollement de l'épithélium dans l'angle antéro-distal du propodite. Durée : cinq jours. Premier et deuxième jours : décollement de l'épithélium. Troisième jour : dégagement de la pointe de la matrice trichogène. Quatrième et cinquième jours : organisation de la pointe de la matrice.

Étape *D*'₁ : formation de la fente circulaire dans la matrice trichogène. Durée : trois jours.

Étape *D*₂ : sécrétion de la cuticule préexuviale ; se termine à l'exuviation. Durée : quatre jours.

IV. — Développement postembryonnaire.

1° Les mues au cours du développement postembryonnaire. — A l'éclosion, les jeunes sont semblables aux adultes, exception faite pour les caractères sexuels secondaires. Ils sont indifférenciés sexuellement et ne présentent ni pénis, ni oostégites. *Le flagelle des secondes antennes des nouveau-nés possède toujours cinq articles.* C'est par erreur que j'ai écrit dans un mémoire antérieur (H. LEGRAND, 1949) que les *O. gammarella* naissent avec 3 ou 5 articles antennaires. Indiquons que les *O. mediterranea* Costa ont 3 articles, les *O. montagui* Audouin, 4 articles à l'éclosion. *O. gammarella* n'effectue pas de mue dans le marsupium maternel ; LE ROUX a fait la même constatation chez *Gammarus chevreuxi*.

A chaque mue, le nombre des articles du flagelle antennaire augmente d'une unité par division de l'article proximal. Ce fait rend très facile le repérage du rang des mues. Cependant, au-delà de 16 articles, il n'y a plus augmentation régulière d'un article à chaque mue ; certaines mues peuvent avoir lieu sans changement du nombre d'articles. Quand le nombre des articles atteint 22 ou 23, il n'augmente plus. DAVID (1936) a observé, chez *Talitrus saltator* Mont., une augmentation du nombre des articles de deux unités à chaque mue.

Les premiers intermues sont courts, une semaine environ à 24°. A la cinquième ou sixième mue, les mâles acquièrent leurs pénis, les femelles leurs oostégites : *c'est la mue de première différenciation morphologique externe du sexe* ; l'intermue est alors de dix à douze jours. SEXTON (1924) signale l'apparition des oostégites à la cinquième mue chez *Gammarus chevreuxi*, à la septième mue chez *G. pulex*, à la dixième chez *G. locusta*.

LE ROUX (1933) observe l'apparition des oostégites à la neuvième mue chez *Gammarus duebeni*.

Après la mue de première différenciation externe du sexe, les gnathopodes des *O. gammarella* mâles évoluent vers leur forme adulte qui est acquise à la onzième mue pour les *O. gammarella* récoltés à la pointe de Blosson. De la sixième à la onzième mue, la durée de l'intermue s'allonge progressivement et atteint quinze à vingt jours chez le mâle nouvellement adulte. Les variations individuelles de la durée des intermues sont telles que, parmi les mâles issus d'une même portée de parents provenant de Blosson et élevés dans les mêmes conditions à 24°, certains sont adultes à trois mois (âge minimum observé), d'autres à quatre mois. Quelques mues après l'acquisition de la pince adulte, l'intermue des mâles se stabilise entre vingt-cinq et trente jours. Chez les très grands mâles, il devient un peu plus long. Le ROUX a fait des observations analogues sur *Gammarus duebeni* : les cinq premières mues se succèdent tous les cinq ou six jours ; puis l'intermue augmente graduellement jusqu'à la puberté (treizième mue) pour se stabiliser chez les adultes aux environs de vingt jours, dans les conditions bien déterminées de l'élevage au laboratoire (environ 15°).

Chez les femelles d'*O. gammarella*, après la mue de première différenciation externe du sexe, la durée des intermues croît à peu près régulièrement comme chez les mâles et atteint quinze à vingt jours chez les femelles prépubères. Les femelles récoltées à la pointe de Blosson pondent après la onzième ou douzième mue : elles sont alors âgées d'environ quatre mois. Les femelles, pendant la saison de reproduction, pondent après chaque mue. Les intermues sont alors remarquablement constants : à 24°, l'intermue est de vingt-deux jours, avec une variation de un ou deux jours.

L'étude du développement postembryonnaire montre qu'*O. gammarella* mue et croît toute sa vie ; on dit que sa croissance est indéfinie. Les plus grands mâles atteignent des tailles doubles de la taille de puberté ; celle-ci est de 1,2 cm alors que les grands mâles dépassent 2,3 cm. Dans les grandes tailles, le nombre des individus d'une taille donnée diminue lorsque celle-ci augmente. Il y a évidemment une taille rarement dépassée que l'on peut considérer comme la taille maximum. Les plus grands mâles sont nettement plus grands que les plus grandes femelles ; ceci est normal, car il est connu que, durant la reproduction, la femelle grandit peu à chaque mue.

L'étude du développement montre que les étapes physiologiques de la vie : première différenciation morphologique externe du sexe, acquisition des pinces adultes chez le mâle, sont atteintes pour une population donnée à des mues de rang déterminé. Par contre, l'âge auquel ces étapes physiologiques sont atteintes est variable.

Quelle est la longévité d'une *O. gammarella* ? Nous avons vu que, à 24°, ce qui est à peu près la température estivale à Roscoff, les *O. gammarella* sont adultes à quatre mois environ. Ils peuvent encore accomplir une dizaine de mues après la puberté. J'ai pu élever des mâles et des femelles

jusqu'à l'âge de dix-huit mois ; ils ont alors atteint une taille voisine de celle des plus grands individus dans la nature. Cet âge peut donc être considéré comme une valeur approximative de la longévité réelle.

2° Mue de puberté. — La « mue de puberté » est caractérisée, selon PÉREZ (1928), par l'acquisition de la totalité des caractères sexuels secondaires (ainsi, chez les femelles de Brachyours, l'abdomen s'élargit, ce qui assure son décrochage et la possibilité de l'accouplement ; les pléopodes s'allongent). La mue de puberté a, selon les espèces, un rang variable. *La puberté et la première ponte ne sont pas forcément liées.* Comme le souligne VEILLET (1945), « la puberté est atteinte par le Crabe (*Carcinus maenas*) à une taille déterminée indépendamment de la saison... la vitellogenèse et la ponte n'ont lieu que lorsque la température est inférieure à une certaine valeur. Aussi les modifications sexuelles qui caractérisent la mue de puberté sont-elles probablement sans rapport direct avec la vitellogenèse ». DEMEUSY et VEILLET (1952) ont depuis lors réussi à faire pondre des femelles de *Carcinus maenas* prépubères par ablation des pédoncules oculaires, montrant ainsi que la ponte n'est pas obligatoirement liée au développement des caractères sexuels adultes.

Chez les femelles d'*O. gammarella*, la mue de puberté, telle qu'elle est définie plus haut, est difficile à caractériser. En effet, il n'y a pas de différence morphologique entre une jeune femelle et une femelle qui a pondu, à l'exception de la présence des soies ovigères sur les oostégites de cette dernière ; mais les soies ovigères ne sont que temporaires et disparaissent en période de repos sexuel.

En plein été, les femelles pondent après une mue de rang déterminé. Il en est de même pour les femelles élevées à 24° depuis leur naissance. Lors de cette mue, les oostégites subissent un brusque accroissement et acquièrent une taille supérieure à 1,6 mm qui permet le maintien des œufs dans le marsupium. Cette taille des oostégites peut être considérée comme un caractère pubère. En été, les *O. gammarella* femelles d'une population présentent donc une mue de puberté de rang déterminé, immédiatement suivie de la première ponte.

Chez les femelles nées après juillet, qui ne pourront se reproduire qu'au printemps suivant, les oostégites croissent durant l'hiver. Quelques mesures montrent qu'il n'y a pas de brusque accroissement des oostégites lors de la mue précédant la première ponte. Cette première ponte n'est d'ailleurs pas liée à la taille des oostégites puisque des femelles dont les oostégites mesurent plus de 1,6 mm au début du printemps ne pondent que plus tard. Comme on le voit, ces femelles ne présentent pas de mue de puberté bien caractérisée morphologiquement.

Nous appellerons femelles pubères, les femelles qui ont accompli leur première ponte et femelles immatures celles qui n'ont jamais pondu.

Le deuxième gnathopode des mâles d'*O. gammarella* acquiert à la onzième mue (mâles de Bloscon) une forme définitive (voir fig. 3). Aux mues suivantes, les articles du gnathopode continuent de grandir, mais ne

changent plus de forme. Cette forme est caractérisée par la réalisation d'une puissante pince qui permet le maintien de la femelle pendant l'accouplement. Les mâles sont incapables de s'accoupler tant qu'ils n'ont pas acquis cette forme de leur gnathopode que nous avons dénommée forme *adulte*.

Nous avons appelé la mue à laquelle est réalisée la forme adulte de la pince : « mue de puberté ». Elle ne correspond pas à la réalisation de la totalité des caractères sexuels secondaires mâles. En effet, l'étude de la croissance relative des variants sexuels montrera que l'étape postpubérale est caractérisée par l'apparition d'un nouveau variant sexuel : le septième péréiopode. D'autre part, si la mue de puberté rend possible l'accouplement, elle ne correspond pas à la maturité génitale. Celle-ci est, en effet, réalisée bien antérieurement. A la mue de première différenciation externe du sexe (cinquième ou sixième mue), les gonocytes sont déjà différenciés : il n'y a pas encore de spermatozoïdes. Un ou deux intermues plus tard, le canal déférent contient des spermatozoïdes, c'est-à-dire 3 ou 4 intermues avant la « puberté. »

3^o Variation de la durée des intermues. Synchronisme des intermues dans une population. La durée des intermues a été observée chez des animaux en élevage. Comme, d'une part, les résultats sont les mêmes avec des animaux récoltés depuis peu et des animaux nés en élevage et comme, d'autre part, les élèves vivent et se reproduisent normalement, il est fort probable que les résultats des observations sont valables pour les *O. gammarella* de la nature.

Nous avons vu que la durée des intermues varie avec le rang de la mue chez les jeunes individus et, avec le sexe chez les individus adultes : elle varie également avec la température. Bien entendu, un état physiologique anormal peut intervenir : ainsi une *O. gammarella* peu nourrie ou parasitée aura un intermue anormalement long. Enfin, les individus sains et bien nourris et pour lesquels les trois facteurs sont identiques présentent une variation individuelle de la durée de l'intermue : ainsi, chez des mâles moyens élevés à 24°, la durée de l'intermue de même rang peut varier de vingt à trente jours. LE ROUX (1933) a également constaté que chez *Gammarus duebeni*, les intermues de même rang sont de longueur variable, bien que les conditions d'élevage soient les mêmes pour tous les individus. Les variations des intermues ne s'écartent pas toutefois de certaines limites.

L'élévation de température diminue l'intermue d'*O. gammarella* tandis que l'abaissement de température en augmente la durée. La température n'agit pas proportionnellement à sa variation, mais par paliers. Ainsi, entre 18 et 30°, la durée moyenne de l'intermue ne varie presque pas ; par contre, à 12°, l'intermue est considérablement augmentée. Des mâles prépubères, dont l'intermue à 24° est d'une quinzaine de jours, élevés à 12°, ont un intermue de soixante jours. VIDAL (1947) a constaté chez *Gammarus pulex* un intermue de vingt-deux à vingt-trois jours à 22°,4 et de soixante-sept jours à 8°.

Dans une population naturelle ou en élevage, la grande majorité des femelles pubères de toutes tailles sont à peu près au même stade d'intermue ; il en est de même pour les mâles adultes. Ainsi, dans une récolte faite en juillet 1954 à la pointe de Blocon, la plupart des femelles pubères sont à l'étape D₀, tandis que la plupart des mâles adultes sont à la période C' de l'intermue. Ce phénomène apparaît en contradictions avec la variabilité des intermues chez les jeunes individus. Comment se fait-il que, lorsque les cycles d'intermues se stabilisent autour de vingt-deux jours chez les femelles, de vingt-sept jours chez les mâles, ils deviennent synchrones dans chaque sexe ?

Plusieurs auteurs ont également constaté qu'en élevage ou dans la nature les Crustacés vivant ensemble muent sensiblement en même temps. NOUVEL (1945) pense à une influence de la lune ou plus probablement des marées sur la mue de certains Crustacés marins. Cette hypothèse ne peut être retenue pour *O. gammarella*, puisque cette espèce, qui n'est pas à proprement parler marine, présente un intermue variable avec l'âge, le sexe et la température. CARLISLE (1953) pense que les « mues épidémiques » que l'on observe parmi les populations trop denses de Crustacés Décapodes maintenus en captivité peuvent s'expliquer par le fait qu'une partie des animaux mange les pédoncules oculaires de leurs compagnons et reçoit ainsi un supplément du facteur accélérateur de mue. Chez les *O. gammarella*, les « mues épidémiques » existent dans les populations naturelles comme dans les populations d'élevage, denses ou non. Je n'ai d'ailleurs pas observé de cannibalisme important dans les élevages. Je ne vois, à l'heure actuelle, aucune explication du synchronisme que présentent les cycles d'intermues des individus adultes de même sexe appartenant à une même population.

V. — Reproduction.

1° Cycle de reproduction. — En Bretagne, en hiver, les *O. gammarella* femelles sont en repos sexuel. Il ne s'accomplit pas de vitellogenèse dans leurs ovaires ; leurs oostégites sont bordés de petites soies de 0,02 mm.

Le déclenchement de la reproduction dépend de la température. Ce sont toujours les plus grandes femelles de la population qui entrent les premières en activité sexuelle. La reproduction commence en général au printemps, quelquefois en février si la saison est précoce (en 1954, le printemps et l'été furent particulièrement froids ; dans une récolte faite en juillet à Blocon, seules les plus grandes femelles avaient pondu). Si une récolte faite en automne ou en hiver, ne comportant aucune femelle en activité ovarienne, est mise dans une chambre à 24°, environ un mois plus tard les femelles pondent. J'ai élevé des femelles au froid ; elles restent en repos sexuel. Si elles sont placées à 24° au début d'un intermue, elles pondent dès la mue suivante. C'est donc bien la température élevée qui

déclenche la vitellogenèse et la ponte puisque, dans ces expériences, les autres conditions externes (nourriture, éclairage) n'ont pas varié.

Dans les populations naturelles, au fur et à mesure que s'avance la saison et que la température s'élève, des femelles de plus en plus petites entrent en reproduction. Ceci n'est d'ailleurs pas absolu ; on voit parfois des femelles pondre avant d'autres, plus grandes qu'elles. En mai-juin, toutes les femelles (population de Bloiscon) ayant accompli leur onzième mue pondent. Les grandes femelles, qui sont les seules à pondre au début de la saison de reproduction, ont déjà pondu l'année précédente ; par la suite entrent en reproduction des femelles qui pondent pour la première fois. BLEGVAD (1922) étudiant la reproduction de certains *Gammarus* et *Mysidacés*, SEGERSTRÅLE (1940) celle de *Corophius volutator* ont également observé que, lorsque la température augmente, la taille des femelles qui pondent est de plus en plus petite.

Une fois déclenchée, l'activité ovarienne des *O. gammarella* femelles ne cessera qu'à l'automne. Pendant la saison de reproduction, les femelles pondent après chaque mue, la vitellogenèse se déroulant entre deux mues consécutives ; leurs oostégites sont alors bordés de soies ovigères. Cependant, on trouve en plein été une faible proportion de femelles ayant dépassé la mue de puberté et dépourvues de soies ovigères. Ceci correspond à un rare repos des femelles durant un intermue. En effet, en élevage, on constate que parfois une femelle ne mûrit pas d'œufs après une ponte ; à la mue suivante les oostégites ne sont plus bordés de longues soies et il n'y a pas de ponte. La ponte après chaque mue semble être la règle chez les *Gammariens*. SEXTON (1935), HEINZE (1932) l'ont constaté chez diverses espèces de *Gammarus* ; SEGERSTRÅLE (1940) observe que les femelles de *Corophium volutator* pondent après chaque mue, de mai à septembre. SEGERSTRÅLE (1950) signale le cas très particulier d'une espèce d'Amphipode : *Pontoporeia affinis* Lind., « glacial relict », vivant dans la Baltique. Elle ne pond qu'une fois vers la mi-décembre ; les jeunes éclosent fin mars et la femelle meurt.

Le froid provoque l'arrêt de la reproduction. À partir d'octobre, les plus petites *O. gammarella* pubères cessent les premières de pondre. En novembre, les grandes femelles entrent à leur tour en repos sexuel.

Quel est le nombre de pontes effectuées par une femelle ? Nous avons vu que les femelles qui pondent pour la première fois pondent au plus tôt vers avril ; elles sont nées à la fin de l'été précédent. D'avril à octobre ou novembre, elles auront une dizaine de portées, soit 150 à 200 descendants (les portées des jeunes femelles comptent une quinzaine d'individus, mais, dans les portées suivantes, le nombre de jeunes peut dépasser 20). Ces femelles sont susceptibles de pondre encore quelques mois l'année suivante à partir de février. Une femelle peut donc effectuer une quinzaine de pontes, ce qui représente une descendance d'environ 250 individus.

En élevage à 24°, les femelles peuvent pondre après chaque mue, sans interruption (ou avec une ou deux interruptions d'un intermue) pendant plus d'un an, tous les vingt-deux jours.

2° Accouplement. — *L'accouplement chez les Gammariens.* L'accouplement chez le genre *Gammarus* a été bien décrit par DELLA VALLE (1893), SEXTON (1924, 1935), BLEGVAD (1922), LE ROUX (1933). Lorsqu'une femelle de *Gammarus* approche d'une mue qui sera suivie de ponte, un mâle s'en empare et la maintient par les dactyles de la première paire de gnathopodes ; « l'un des dactyles se place au point d'articulation de la tête et du bord dorsal du premier segment du péréion, l'autre au niveau de l'articulation du cinquième segment du péréion avec le sixième » (LE ROUX, p. 29). Cet appariage (*riding-position* de BLEGVAD) peut durer plusieurs jours. Pendant l'exuviation de la femelle, le mâle ne l'abandonne pas, mais, au contraire, d'après LE ROUX, il aide au décollement de la cuticule. « Quelques minutes après la mue, le mâle se recourbe sous l'abdomen de la femelle dans une position croisée, de telle sorte que la face ventrale du septième segment du péréion du mâle vient se placer vis-à-vis de la face ventrale du cinquième segment du péréion de la femelle, exactement comme BLEGVAD (*mating-position*) l'a figuré pour *G. locusta*. Puis, par de brusques contractions, le sperme est projeté un peu au hasard contre la face ventrale de la femelle et le mâle revient dans sa position primitive. Il répète cette opération deux ou trois fois de suite, puis il ne tarde pas à abandonner la femelle. Il peut la libérer soit avant le début de l'oviposition, et c'est le cas général, ou, exceptionnellement, quand la ponte est déjà commencée » (LE ROUX).

Des observations de l'accouplement de Gammariens appartenant à divers genres me permettent de penser que le déroulement des processus décrits ci-dessus doit être général pour les Gammariens aquatiques.

L'accouplement chez les Talitridæ. — DAVID (1936) a décrit, pour la première fois, l'accouplement d'un *Talitridæ* terrestre, *Talitrus saltator*, et signalé la différence essentielle avec l'accouplement des *Gammaridæ* : il n'y a pas d'appariage avant la mue de la femelle. J'ai observé l'accouplement de plusieurs espèces d'*Orchestia* : *O. gammarella*, *O. montagui*, *O. mediterranea*, *O. platensis*. Chez toutes ces espèces, nous avons l'ordre suivant des phénomènes : mue de la femelle, appariage, émission du sperme, abandon de la femelle par le mâle, ponte.

L'accouplement des *Talitridæ* terrestres diffère donc de celui des autres Gammariens par l'absence d'appariage avant la mue. La disparition de l'appariage avant la mue est-elle liée à la vie terrestre ? Il faudrait étudier l'accouplement chez les *Talitridæ* semi-aquatiques et aquatiques comme les *Hyale* pour répondre à cette question.

J'ai observé plus particulièrement l'accouplement chez *O. gammarella*. Lorsqu'un mâle a touché avec ses antennes une femelle qui vient de muer et dont les ovaires contiennent des ovocytes mûrs, il devient visiblement excité. Il recherche activement la femelle qui essaie de s'échapper lorsqu'il tente de la saisir à l'aide de ses antennes. C'est en attaquant la femelle par derrière que le mâle réussit le mieux ; dès qu'il a pu la maintenir quelque peu entre ses antennes, un réflexe caractéristique se déclenche : la femelle s'immobilise, le corps recourbé, les antennes rabattues. Si, à ce moment, on chasse le mâle, la femelle reste plusieurs secondes dans cette position : il s'agit donc d'une sorte d'immobilisation réflexe. Avec ses gnathopodes de la première paire, le mâle accroche le bord antérieur du coxa du cinquième péréiopode droit ou gauche ; il le soulève et passe dessous le dactyle du deuxième gnathopode droit s'il s'agit du coxa droit, gauche s'il s'agit du coxa gauche. On sait que ce dactyle forme avec le propodite une pince puissante. Le mâle maintient solidement la femelle sous lui à l'aide de son gnathopode et ne la lâche pas facilement, même lorsqu'on le saisit ; la femelle est couchée sur le côté, le corps recourbé. Appliquant ses pièces

buccales sur le flanc de la femelle, au niveau du deuxième ou troisième tergite, le mâle commence alors de curieuses manœuvres. Il soulève rythmiquement à l'aide de sa pince la plaque coxale de sa partenaire. En même temps, les gnathopodes de la première paire sont animés d'un mouvement de va-et-vient qui semble masser le flanc de la femelle au niveau des tergites 3 ou 4. Ces manœuvres durent un temps variable, de deux à une dizaine d'heures, avec des périodes de repos. Il arrive souvent que le mâle déchire le bord antérieur de la plaque coxale : en effet, beaucoup de femelles portent une cicatrice à cet endroit. A un certain moment, le mâle, tenant toujours la femelle avec son deuxième gnathopode, la déplace à l'aide de ses antennes, de ses péréiopodes, de son urosome ; il parvient à la mettre en position croisée avec lui, face ventrale contre face ventrale ; cette opération n'est pas facile, car la femelle maintient son corps étroitement recourbé. Le septième sternite du mâle se trouve alors à peu près en face du cinquième sternite de la femelle. Par une série de contractions rapides de l'abdomen, le mâle projette le sperme sur la face ventrale de la femelle ; il n'y a pas intromission. Il revient ensuite à sa position primitive et réexerce quelques tractions sur la plaque coxale 5. Il répète ce manège deux ou trois fois de suite, puis il abandonne la femelle : celle-ci peut encore rester plus d'une minute immobile. La ponte a lieu quelques heures après l'accouplement.

Dans sa description de l'accouplement de *Talitrus saltator*, DAVIN ne signale pas de tractions exercées par le mâle sur la plaque coxale 5 de la femelle. Le mâle, après s'être emparé de la femelle avec ses antennes et ses gnathopodes, la retourne : les deux individus sont alors en position croisée et l'éjaculation a lieu. Il est vrai que les pinces des mâles, chez cette espèce, ressemblent à celles des femelles : elles sont faibles et ne permettent pas la préhension.

RECONNAISSANCE DES FEMELLES A OVOCYTES MÛRS PAR LES MÂLES. — J'ai toujours observé que les mâles ne s'accouplent qu'avec les femelles qui ont mué depuis moins de trente-six heures et dont les ovaires contiennent des ovocytes mûrs. Les mâles reconnaissent ces femelles par un simple effleurement de leurs antennes.

VEILLET (1945), étudiant l'accouplement des Crabes, pense avec d'autres auteurs que la femelle pubère attire le mâle grâce à un stimulus chimique. Les observations suivantes font penser qu'il en est de même chez *O. gamma-rella* :

Les mâles ne s'intéressent jamais aux femelles molles dont les ovaires ne contiennent pas d'ovocytes mûrs.

Ils ne s'intéressent pas non plus aux femelles ovariectomisées.

Si on implante un ovaire ou une portion d'ovaire dans une femelle castrée, les ovocytes accomplissent normalement leur vitellogenèse ; les mâles s'accouplent avec de telles femelles, même lorsque l'ovaire implanté ne contient que deux ou trois ovocytes mûrs.

Il apparaît donc probable que les ovaires contenant des ovocytes mûrs

émettent un stimulus chimique qui se répand sur la couche préexuviale du futur squelette tégumentaire. Après l'exuviation, le stimulus peut être perçu par les mâles au moyen de leurs antennes. Il disparaît probablement lorsque le tégument subit les imprégnations postexuviales. L'observation suivante renforce l'hypothèse d'un stimulus chimique superficiel et écarte celle d'une reconnaissance par la consistance du tégument. Un mâle qui vient de s'accoupler est mis dans une boîte avec un autre mâle. Lorsque ce dernier le touche avec ses secondes antennes, il devient excité et tente de s'en emparer ; le mâle qui s'était accouplé se dégage rapidement et l'autre cesse bientôt de s'intéresser à lui. Le mâle, au contact de la femelle, semble donc s'être imprégné du stimulus femelle.

Le flagelle des secondes antennes des mâles apparaît comme l'organe de la reconnaissance des femelles molles, prêtes à pondre. En effet, si l'on sectionne les deux fouets antennaires, le mâle ne s'intéresse absolument plus à ces femelles et l'appariage ne peut avoir lieu. Chacun des articles du flagelle porte quatre bouquets de petites soies, répartis sur le pourtour distal ; le dernier article ne porte qu'un bouquet distal, mais plus important. Ce dernier article ne semble toutefois pas avoir de rôle spécial, car, si on ampute l'extrémité des antennes, la reconnaissance des femelles et l'appariage s'accomplissent tout aussi bien.

3^o Ponte et incubation. — La ponte a lieu plusieurs heures après l'accouplement. Comme chez les autres Gammariens, la ponte de chaque ovaire est enveloppée dans un sac muqueux, transparent. Les spermatozoïdes s'accolent à la surface muqueuse. LE ROUX a montré que ces sacs ont un rôle de protection des œufs pendant la deuxième division de maturation, la première ayant lieu avant la ponte. Ils disparaissent ensuite et la fécondation a lieu.

Relation entre l'accouplement et la ponte. — La ponte dépend-elle de l'accouplement ? Les observations faites à ce sujet chez divers Gammariens sont assez contradictoires. SEXTON (1924) signale que les femelles vierges de *Gammarus locusta* peuvent pondre, tandis que les femelles de *G. chevreuxi* et *G. pulex* ne pondent jamais sans appariage. LE ROUX a observé que, « chez *G. duebeni*, la ponte est indépendante de l'appariage ». Il en est de même pour *Talitrus saltator* d'après DAVID. Les œufs pondus et non fécondés ne se développent jamais et tombent de la chambre marsupiale.

Chez les quatre espèces d'*Orchestia* que j'ai étudiées, la femelle ne pond que lorsqu'il y a eu appariage. Les femelles qui n'ont pu s'accoupler après la mue ne pondent pas. Par contre, si on laisse un mâle exercer ses tractions sur la plaque coxale de la femelle et qu'on sépare le couple avant l'émission du sperme, la ponte a lieu ; les œufs non fécondés tombent du marsupium au bout de quarante-huit heures. Il y a également ponte sans développement des œufs après l'accouplement interspécifique. De même quand des mâles castrés s'apparient avec des femelles, ils pratiquent les manœuvres habituelles et la ponte a lieu (il est possible de féconder les œufs en déposant sur eux à l'aide d'une pince un paquet de spermato-

zoides ; l'ordre naturel des phénomènes est ici renversé puisque le sperme est déposé après la ponte, alors que, dans l'accouplement normal, il est déposé avant la ponte). Il apparaît donc que les *manœuvres du mâle sont nécessaires à la ponte* en exerçant probablement une action mécanique sur l'oviducte ou sur les ouvertures génitales pour permettre le passage des œufs. Exceptionnellement il arrive qu'une femelle isolée, pondre ; bien entendu, ses œufs ne se développent pas.

Lorsque la ponte n'a pas lieu faute d'appariage, les ovocytes mûrs sont résorbés ; leur pigment, en passant dans le sang, rend l'animal violet. Les femelles élevées en l'absence de mâles, ne pondent jamais ou exceptionnellement ; ceci n'empêche pas la vitellogenèse d'une nouvelle lignée d'ovocytes après chaque mue.

Incubation. — Les œufs sont incubés dans le marsupium jusqu'à l'éclosion des jeunes. L'œuf qui vient d'être pondu est violet ; il devient jaune lorsqu'il est près de l'éclosion. La durée de l'incubation est sensiblement la moitié de la durée de l'intermue, soit dix à douze jours. Les jeunes peuvent rester jusqu'à trois jours dans la chambre incubatrice après l'éclosion. La constance des durées de l'intermue, d'une part, et de l'incubation, d'autre part, fait que les jeunes éclosent à un stade déterminé de l'intermue : à l'étape D_0 . A ce stade, le vitellus de la nouvelle lignée d'ovocytes en maturation dans chacun des ovaires est assez violet pour être vu par transparence.

Le nombre de jeunes par portée est assez variable. Les femelles de taille moyenne ont des portées d'une quinzaine d'individus ; les grandes femelles mettent bas jusqu'à 22 individus.

DEUXIÈME PARTIE

CROISSANCE ET RÉGÉNÉRATION DE QUELQUES VARIANTS SEXUELS

CHAPITRE PREMIER

CROISSANCE RELATIVE DE QUELQUES VARIANTS SEXUELS

I. — Historique.

1. — ALLOMÉTRIE, ÉTAPES ET DISCONTINUITÉS DE CROISSANCE.

Les caractères sexuels secondaires peuvent être classés en deux catégories : ceux qui sont représentés par des organes propres à chaque sexe, comme par exemple les apophyses génitales et les oostégites chez *Orchestia gammarella* ; ceux qui sont représentés par des organes communs aux deux sexes mais subissant des variations morphologiques et de croissance relative d'un sexe à l'autre. En 1929, CHAMPY a donné à ces caractères le nom de « variants sexuels ». Il écrit : « J'emploie ce mot de variant sexuel pour désigner tout organe qui peut être anatomiquement quelconque et qui varie d'un sexe à l'autre sans préjuger des causes qui déterminent cette variation. »

C'est l'étude de la croissance des variants sexuels qui a fait faire à la notion de dysharmonie de croissance (terme dû à CHAMPY) d'importants progrès. En 1924, HUXLEY montra que la croissance de la pince du crabe *Uca pugnax* est représentée par la formule $y = Kx^{\alpha}$, y étant le poids de la pince et x celui du reste du corps. HUXLEY et TEISSIER ont montré par la suite que cette formule peut s'étendre à des croissances très diverses et l'ont appelée « relation d'allométrie ». Conformément à la terminologie adoptée par ces deux auteurs en 1936, cette relation d'allométrie s'écrit :

$$y = bx^{\alpha}.$$

y est la dimension (ou le poids) d'un organe, x la dimension (ou le poids) du corps entier ou d'un organe pris comme référence ; b et α sont des constantes. En coordonnées logarithmiques, la courbe puissance devient une droite de pente α :

$$\log y = \log b + \alpha \log x.$$

Lorsque la croissance d'un organe est plus rapide ou moins rapide que celle du reste du corps ou de l'organe de référence, et que la relation précédente est vérifiée, il y a *allométrie*. Si $\alpha > 1$, l'allométrie est dite positive ou majorante ; si $\alpha < 1$, elle est négative ou minorante. Dans le cas où $\alpha = 1$, la croissance de l'organe et celle du corps sont parallèles : il y a *isométrie*. Enfin, HUXLEY et TEISSIER ont créé le terme d'*énantiométrie* pour désigner le cas où $\alpha < 0$; au cours du développement, l'organe diminue de dimension alors que le reste du corps augmente de taille.

Des deux paramètres qui définissent la relation d'allométrie, le plus important : α , pente de la droite figurative du phénomène en coordonnées logarithmiques, est la *constante actuelle d'équilibre* ; b qui représente la taille de l'organe y lorsque $x = 1$ a la même signification que les indices dont font usage les anthropologistes : c'est l'*indice origine*.

Je ne ferai pas ici un historique des nombreuses recherches sur la croissance relative, ni un exposé de la notion d'allométrie. Plusieurs mises au point traitent de ces problèmes : les nombreuses publications de TEISSIER ; le livre de HUXLEY (1932) ; les *Essays on Growth and Form* dédiés à D'ARCY THOMPSON (1945).

TEISSIER (1948, 1955) a poussé beaucoup plus loin qu'on ne le fait d'ordinaire l'analyse des phénomènes d'allométrie. En appliquant les techniques de l'analyse factorielle à un ensemble de mesures sur des mâles adultes de *Maia squinado*, il a recherché la signification des écarts individuels à la loi moyenne. Ces développements récents, mettant au service de la biométrie les techniques les plus perfectionnées de la statistique moderne, n'ont pas été utilisés dans ce travail. Je me suis limitée à l'application de la méthode classique d'étude de l'allométrie.

Je voudrais insister sur les notions d'étapes et de discontinuités de croissance développées par TEISSIER, étant donnée leur importance dans ce travail. En général, la croissance d'un organe ne peut être décrite par une seule relation d'allométrie, du commencement à la fin de son développement ; mais il est toujours possible de décrire la croissance de cet organe en employant successivement plusieurs relations d'allométrie. Sur le graphique logarithmique, les droites se raccordent par un point anguleux ou sont séparées par une discontinuité. Ces stades critiques (points anguleux, discontinuités) ne se placent pas d'une façon quelconque sur les courbes de croissance des divers organes, mais correspondent à une même dimension de l'organe de référence.

« La croissance d'un animal se divise ainsi naturellement en étapes distinctes. Pendant chacune de ces étapes, les divers organes et les divers constituants biochimiques croissent l'un par rapport à l'autre, en suivant des relations d'allométrie simple, la composition chimique, la structure et la forme variant de façon continue. Les étapes successives sont séparées l'une de l'autre par des stades critiques de durée assez brève où, sans que le poids ou la taille augmente sensiblement, les règles — qui présidaient

jusque-là à la croissance — changent brusquement » (TEISSIER, 1948).

C'est en étudiant la croissance biochimique chez la chenille de *Galleria mellonella* que TEISSIER (1931) a le premier mis en évidence des discontinuités dans les courbes de croissance relative. Ce même auteur a retrouvé des discontinuités dans la croissance des variants sexuels des Crustacés Oxyrhinques : *Macropodia rostrata* L. et *Maia squinado* L (1933 et 1935).

Je résumerai rapidement la croissance de *Maia squinado* qui a pris la valeur d'une croissance type et à laquelle ont été comparées les croissances de divers Crustacés (voir ROUBAULT, 1937 ; INGRAND, 1937 ; CHEVAIS, 1937, etc.).

La croissance comporte, chez les mâles comme chez les femelles, trois étapes représentées par trois tronçons de droites. Elle est marquée par deux mues critiques entre lesquelles s'intercalent deux mues banales. Avant la première mue critique, appelée « mue de prépuberté », il n'existe pas de différence sexuelle entre les croissances des divers appendices. La mue de prépuberté fait apparaître les premières différences sexuelles. Elle est marquée sur les courbes par un point anguleux correspondant à une brusque augmentation de α , plus importante chez le mâle que chez la femelle. La deuxième mue critique, appelée « mue de puberté », est la dernière et précède la maturité sexuelle. Elle est marquée sur les courbes par une discontinuité : ainsi, parmi les mâles de taille comprise entre 130 et 160 mm, se rencontrent deux catégories d'individus ; les uns, à petites pinces, ont leurs points représentatifs sur le deuxième tronçon, tandis que les autres, à grandes pinces, ont déjà leurs points sur le dernier tronçon.

Les discontinuités mises en évidence dans la croissance relative des Crustacés, à la suite de TEISSIER, correspondent également au passage d'une loi à une autre loi d'allométrie en une seule mue. Nous verrons que, chez *O. gammarella*, ce passage se fait non en une seule mue, mais en plusieurs mues. L'importance de ces discontinuités m'a amenée à leur donner le nom « d'étape de discontinuité ».

Malgré l'absence de données expérimentales, TEISSIER (1935) admettait que la croissance des variants sexuels des Crustacés est sous « l'étroite dépendance de facteurs humoraux ». Il suggérait deux interprétations des stades critiques : « On peut tout aussi bien admettre que certaines propriétés locales des organes sensibles changent brusquement que croire que, les organes ne changeant pas, les facteurs humoraux se modifient. » Dans le cas de *Maia*, le passage de la première à la deuxième étape, marqué par un point anguleux et qui, « dans chacun des sexes, affecte également la croissance des divers appendices, s'interprète en admettant qu'elle marque l'apparition d'une différence sexuelle dans la composition du milieu intérieur ». Le passage de la deuxième à la troisième étape, marquée par une discontinuité et qui, « chez le mâle, affecte très inégalement la croissance des divers appendices, ne s'explique guère que par des changements dans les propriétés locales et spécifiques de ces appendices ».

2. — TRAVAUX ANTÉRIEURS RELATIFS AUX AMPHIPODES.

Les variants sexuels des Amphipodes sont souvent des caractères spécifiques. Ils sont nombreux et présentent un dimorphisme plus ou moins accentué. L'ignorance de leur croissance peut conduire à des erreurs de systématique. Ainsi, SEXTON et REID (1951) ont montré que la diversité de formes que présente, durant sa croissance, le deuxième gnathopode mâle de *Jassa falcata* M. est telle que cette espèce a été rattachée à 13 genres différents et à quelque 30 espèces. En effet, les Amphipodes muent durant toute leur vie et la forme adulte des caractères sexuels secondaires mâles est atteinte progressivement. L'espèce relique dont nous avons déjà parlé (voir p. 21) : *Pontoporeia affinis*, présente un développement tout à fait exceptionnel : les caractères mâles adultes sont acquis lors d'une seule mue, qui est d'ailleurs la dernière.

Les variants sexuels des Amphipodes, dont la croissance a été étudiée jusqu'ici, présentent un dimorphisme peu accentué, exception faite pour les secondes antennes (a_2) de *Talitrus saltator* et de *Corophium volutator*. LE ROUX (1933) a étudié la croissance relative du propodite des deux paires de gnathopodes et de la branche externe des Uropodes 3 chez *Gammarus duebeni* ; DAVID (1936), la croissance de la longueur du flagelle de la seconde paire d'antennes chez *Talitrus saltator* ; HARRISON (1940), la croissance de la longueur des secondes antennes et du propodite de la deuxième paire de gnathopodes chez *Pseudoprotella phasma*. Ces auteurs ont pris pour longueur de référence la longueur du corps. KÜNKEI et ROBERTSON (1928), chez *Gammarus chevreuxi*, ont étudié la croissance de divers appendices et somites en prenant pour longueur de référence le propodite du premier périopode ou le cinquième segment du corps.

Tous ces travaux montrent que la croissance des variants sexuels des Amphipodes obéit à un ensemble simple de relations allométriques. Durant une première étape, les points représentatifs de la longueur du variant sexuel en fonction de la longueur du corps s'alignent suivant une droite, en coordonnées logarithmiques. Cette étape a été appelée par LE ROUX : « période d'indétermination », car on ne peut encore différencier morphologiquement les mâles des femelles. Au terme d'indétermination, nous préférons le terme d'*indifférenciation*. A partir d'un certain stade, les courbes des mâles et celles des femelles divergent. Cette deuxième étape a été appelée par LE ROUX : « période de sexualisation ». A partir du point de divergence des deux courbes, la croissance du variant sexuel dans chaque sexe obéit à une seule loi d'allométrie ; la courbe ne présente ni point anguleux ni discontinuité. Pour les variants sexuels étudiés jusqu'ici, la courbe des mâles est au-dessus de la courbe des femelles. En général, la constante d'équilibre est voisine de 1, pendant la période d'indifférenciation ; elle devient supérieure à 1 pour les mâles et inférieure à 1 pour les femelles. Voici d'ailleurs les constantes d'équilibre données par les auteurs :

	VARIANTS SEXUELS.	VALEURS DE α .		
		Indifférenciés.	Mâles.	Femelles.
<i>Gammarus duebeni</i>	<i>Pgn1</i>	1	1,29	0,68
	<i>Pgn2</i>	1,01	1,43	0,78
	<i>Up3</i>	1,21	1,15	0,65
<i>Talitrus saltator</i>	<i>a2</i>	1,05	2,8	1,05
<i>Pseudoprotella phasma</i>	<i>a2</i>	1,12	1,12	1,00

CHEVAIS (1937) a étudié la croissance d'un variant sexuel à dimorphisme bien marqué : celle des secondes antennes de *Corophium volutator*. La longueur de référence est la longueur du corps. Les courbes de croissance sont plus complexes que celles établies par les auteurs précités. Après l'étape d'indifférenciation ($\alpha = 1,36$), la droite représentative de la croissance des femelles présente un premier point d' « infléchissement » ($\alpha = 1,22$) tandis que la droite des mâles prolonge celle de la première étape ($\alpha = 1,36$); notons que ceci rappelle la croissance des secondes antennes de *Pseudoprotella phasma*. Mais, pour une certaine taille du *Corophium*, chacune des courbes présente un nouveau point anguleux ; la croissance relative des antennes des mâles s'accélère ($\alpha = 2,07$) ; par contre, le ralentissement s'accroît pour les antennes des femelles ($\alpha = 0,91$).

Orchestia gammarella est une espèce dont certains variants sexuels présentent un dimorphisme extrêmement accentuée, particulièrement le deuxième gnathopode et le septième péréiopode. L'étude de la croissance de ces variants sexuels était susceptible de mettre en évidence une croissance plus complexe que celles étudiées jusqu'ici chez les Amphipodes et se rapprochant peut-être de la croissance des variants sexuels de *Maia squinado*.

II. — Matériel et techniques.

1. — RÉCOLTE ET TECHNIQUE DE MESURE.

Les *Orchestia gammarella* sur lesquelles ont porté les mesures ont été récoltées en une seule fois sur la plage de Locquémeau (Côtes-du-Nord) en août 1947. Les jeunes et les adultes vivant ensemble, il est facile de récolter des animaux de toutes tailles.

Les *O. gammarella* sont tuées à l'alcool, puis conservées dans un mélange formé de 2/3 d'alcool à 75° et 1/3 de glycérine. Dans ce mélange, qui me fut conseillé par M. TEISSIER, le tégument reste souple.

Les mesures étant faites au microscope, les appendices, amputés au ras du corps, sont montés dans la glycérine-gélatinée (voir LANGERON, p. 701). Pour fermer mes préparations, j'ai essayé divers vernis, mais c'est le lut de R. du Noyer (LANGERON, p. 711) qui m'a donné le plus de satisfaction.

Les péréiopodes montés entre lame et lamelle sont situés sensiblement dans un plan.

Chacun de leurs articles a grossièrement la forme d'un cylindre aplati, à paroi transparente. On sait que, si l'on met au point sur le plan médian de ce cylindre, on en obtient une coupe optique. Pour chacun des articles étudiés, il faut choisir deux points de repère extrêmes, situés dans le plan de la coupe optique. La distance entre ces points sera considérée comme la longueur de l'article. Naturellement, ces points doivent être bien définis et le rester lorsque l'article change de forme avec l'âge ou le sexe. Les points de repère seront précisés plus loin avec la description des articles.

Les mesures sont effectuées à l'aide d'un oculaire micrométrique. Pour évaluer les dimensions réelles des articles, il faut établir, pour chaque objectif, la valeur en microns d'une division de l'échelle ; cette valeur est appelée coefficient micrométrique. L'étalonnage du micromètre oculaire se fait à l'aide d'un micromètre objectif. Il faut avoir bien soin de faire toutes les mesures avec la même longueur de tube du microscope. On obtiendra la dimension réelle d'un article, en multipliant le nombre de divisions correspondantes du micromètre oculaire par le coefficient micrométrique de l'objectif employé. Étant donnée la forme des points de repère, l'erreur sur la mesure d'un article, au micromètre oculaire, est de l'ordre d'une demi-division. L'objectif étant toujours choisi de telle manière que l'article mesuré couvre au moins 50 divisions de l'échelle, l'erreur relative sur la mesure est inférieure à 1/100. A cette erreur relative de mesure il faut ajouter l'erreur relative du coefficient micrométrique. Dans l'étalonnage, l'évaluation de la coïncidence des traits du micromètre oculaire avec ceux du micromètre objectif est moins précise aux forts grossissements, car les traits du micromètre objectif apparaissent plus épais. Le plus fort objectif utilisé dans mes mensurations est celui de grossissement 40 ; l'erreur relative d'étalonnage pour cet objectif est inférieure à 1/100. Les mesures des articles comportent donc une erreur relative inférieure à 1/50.

2. — CALCUL DES CONSTANTES BIOMÉTRIQUES.

La relation d'allométrie entre deux organes : $y = bx^{\alpha}$ peut s'écrire

$$\log y = \log b + \alpha \log x,$$

ou

$$Y = B + \alpha X.$$

Les coefficients α et B peuvent être déterminés graphiquement.

Les points représentatifs des couples $\log x$ et $\log y$ forment un nuage allongé auquel on ajuste au mieux une droite dont la pente est α . La valeur de α est ainsi connue avec une approximation qui dépend de la qualité de l'ajustement, c'est-à-dire d'un facteur individuel difficile à évaluer. J'ai utilisé cette méthode seulement lorsqu'une connaissance approximative de α suffisait.

Pour le calcul statistique de α , les auteurs ont identifié la droite cherchée avec la ligne de régression de Y en X . TEISSIER (1948) fait remarquer que rien n'autorise « à rendre minimum plutôt la somme des carrés des écarts des Y à X constant que celle des X à Y constant ». Il a proposé « de représenter la relation d'allométrie par la droite qui rend minimum la somme des produits des écarts de Y pour X constant et de X pour Y constant, ce qui revient à rendre minimum la somme des aires des triangles rectangles ayant pour hypoténuse commune la droite cherchée, deux côtés

parallèles aux axes et leurs sommets aux points figuratifs ». On démontre facilement que la pente de cette droite est :

$$\alpha = \frac{\sigma_{YX}}{\sigma_X^2}$$

Rappelons que σ_x est l'écart quadratique moyen et que σ_x^2 est la variance de x ,

$$\sigma_x^2 = \frac{\sum (X - \bar{X})^2}{N} = \frac{\sum X^2 - \frac{1}{N} (\sum X)^2}{N}$$

La formule explicitée de la pente de la droite d'allométrie est :

$$\alpha = \sqrt{\frac{\sum Y^2 - \frac{1}{N} (\sum Y)^2}{\sum X^2 - \frac{1}{N} (\sum X)^2}}$$

N étant le nombre d'individus mesurés.

La droite d'allométrie passant par le point moyen $\bar{X}$, $\bar{Y}$, la valeur de B se déduit de la relation :

$$\bar{Y} = B + \alpha \bar{X}$$

La variance de la constante d'équilibre est égale à celle du coefficient de régression de Y en X :

$$\sigma_B^2 = \frac{\alpha^2 (1 - r^2)}{N}$$

r étant le coefficient de corrélation de X et Y .

La variance de B a été calculée par K. A. KERMACK et J.-B.-S. HALDANE (1950) :

$$\sigma_B^2 = \frac{\sigma_Y^2}{N} (1 - r^2) \left[2 + \frac{X^2}{\sigma_X^2} (1 - r^2) \right]$$

ou approximativement : $\sigma_B = \sigma_\alpha X$.

La pente de la droite de régression se déduit aisément de celle de la droite de TEISSIER :

$$\alpha' = \frac{\sigma_{YX}}{\sigma_X} r = \alpha r$$

Voici, pratiquement, comment les calculs ont été conduits. La croissance des variantes sexuels d'*O. gammarella* est complexe et comporte plusieurs étapes; pendant chacune de ces étapes, le variant sexuel obéit à une relation d'allométrie simple. Avant de calculer les coefficients de cette relation d'allométrie, il faut séparer les points qui se rapportent à l'étape correspondante. Nous verrons que, lorsque tous les points figuratifs de la croissance d'un variant sexuel ont été portés graphiquement, la séparation en diverses étapes est le plus souvent évidente. Quand elle le sera moins, nous ferons appel à d'autres méthodes.

Les valeurs de la dimension y d'un variant sexuel se rapportant à une même étape de la croissance sont portés dans une même colonne : en regard sont portées les valeurs correspondantes x de la longueur de référence. Les chiffres sont ordonnés suivant les valeurs croissantes de x . Les calculs sont faits sur les logarithmes décimaux Y , X de y , x .

Nous avons vu que l'erreur relative sur la mesure d'un article est inférieure à 1/50. L'erreur absolue sur le logarithme décimal de cette mesure sera donc inférieure à 0,01. Les logarithmes seront par conséquent écrits avec trois décimales.

ΣX , ΣY , $\Sigma (X^2)$, $\Sigma (Y^2)$, $\Sigma (XY)$ sont calculés à la machine.

Je n'ai pas cru nécessaire de donner les tableaux numériques, dont certains sont très vastes. A titre indicatif, j'ai donné des tableaux de moyennes, mais ces moyennes n'ont pas servi au calcul des constantes biométriques, celles-ci ayant été calculées à partir des résultats individuels des mesures.

3. — COMPARAISON DES COEFFICIENTS D'ALLOMÉTRIE.

Lorsque les pentes de deux droites d'allométrie sont proches et que l'on désire savoir si elles sont ou non significativement différentes, il faut employer une méthode statistique. La plus simple méthode consiste à calculer l'écart type de leur différence. La plus simple estimée de cet écart-type est

$$\sigma = \sqrt{\sigma_{x_1}^2 + \sigma_{x_2}^2}.$$

Une différence des pentes inférieures à 2σ n'est pas significative ; une différence comprise entre 2σ et 3σ peut être significative ; une différence supérieure à 3σ est significative.

Pour la comparaison des valeurs de B , l'écart type ne peut être utilisé : il est, en effet, sensiblement proportionnel à X .

REEVE (1940) a proposé une méthode pour la comparaison des coefficients α' et B' des droites de régression. Cette méthode, analogue à une analyse de variances, a été clairement exposée par son auteur. Pour la comparaison des pentes, elle m'a donné les mêmes résultats que le calcul de l'écart-type de la différence des deux pentes. Pour B' , elle s'est révélée d'une sensibilité que je qualifierai, avec BOCQUET (1953), d'un peu fallacieuse ; pour des nuages de points superposables, elle donne, en effet, une différence de position significative. C'est pour cette raison que la comparaison des positions de deux droites sensiblement parallèles sera faite graphiquement.

III. — Morphologie et dimensions des variants sexuels étudiés.

Les gnathopodes et le septième périopode présentent un dimorphisme sexuel très accentué. La pince formée par le propodite et le dactylopodite du deuxième gnathopode reste grêle chez la femelle et devient très puissante chez le mâle.

Le méropodite et le carpopodite de la septième paire de périopodes s'élargissent considérablement chez les grands mâles alors qu'ils restent normaux chez les femelles.

J'ai étudié la croissance des trois variants sexuels suivants :

- longueur du propodite du deuxième gnathopode, Pgn2,
- longueur du carpopodite du deuxième gnathopode, Cgn2,
- largeur du méropodite du septième périopode, Mp7.

Notons que ces variants sexuels sont des caractères spécifiques du genre *Orchestia*; les mâles des deux espèces voisines: *gammarella* et *mediterranea* ne se distinguent que par la forme de leurs gnathopodes et de leurs septièmes périopodes. Par contre, les gnathopodes et les septièmes périopodes femelles sont très semblables dans toutes les espèces d'*Orchestia*.

La description des articles sera faite avec la convention classique, c'est-à-dire que, l'animal étant supposé horizontal, ses appendices sont dirigés verticalement. On peut alors nommer: un bord proximal ou distal, un bord antérieur ou postérieur, une face externe ou interne.

1. — DEUXIÈME GNATHOPODE DES INDIFFÉRENCIÉS ET DES FEMELLES.

Le deuxième gnathopode des femelles garde une forme semblable à celle des individus encore indifférenciés, comme le montre la figure 2. Le propodite présente, en situation postéro-distale, un grand lobe garni d'une ornementation épicuticulaire formée d'une multitude de petites pointes. Il n'y a pas de muscles dans ce lobe, et le tégument est très mince. Le carpopodite présente également un lobe postérieur avec une ornementation identique à celle du propodite.

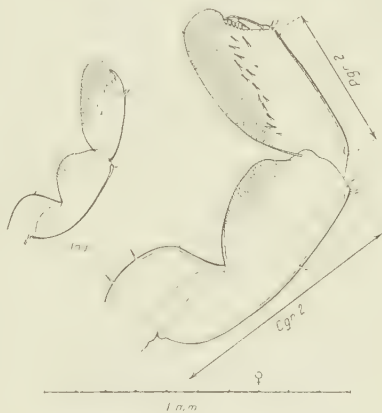


Fig. 2. — *Orchestia gammarella*. Propodite (Pgn2) et carpopodite (Cgn2) du deuxième gnathopode d'un individu indifférencié (ind) et d'une femelle.

2. — DEUXIÈME GNATHOPODE DES MÂLES.

Aux deux ou trois mues qui suivent l'apparition des pénis (cinquième ou sixième mue), le Gn2 des mâles conserve une forme à peu près semblable

à celle des indifférenciés, et que nous appelons *forme juvénile*, ou « j ». Aux trois mues suivantes (huitième, neuvième et dixième mues pour les *O. gammarella* de Locquêmeau) ont lieu d'importants changements de forme qui amènent le gnathopode à sa forme définitive ou *adulte*; cette forme est acquise à la dixième chez les *O. gammarella* de Locquêmeau. Le terme « adulte » est justifié par le fait que les mâles ne peuvent s'apparier

que lorsque le deuxième gnathopode a acquis une pince présentant cette forme adulte. Nous appellerons les formes présentées par le gnathopode entre la forme juvénile et la forme adulte : *formes intermédiaires* (fig. 3).

Quand on examine un grand nombre de mâles, on constate qu'il n'existe pas deux formes intermédiaires bien définies, mais qu'au contraire existent toutes les formes intermédiaires possibles entre la forme juvénile et la forme adulte. Ceci est aisé à comprendre si l'on se rappelle les conditions particulières imposées à la croissance des Crustacés par l'existence d'un tégument rigide. Sous le squelette externe du gnathopode s'effectue, pendant une cer-



Fig. 3. *Orchestia gammarella*. Formes présentées par le deuxième gnathopode d'un mâle au cours de sa croissance. — j : forme juvénile ; ji, i : formes intermédiaires ; a : forme adulte ; Pgn2 : propodite ; Cgn2 : carpopodite.

taine période du cycle d'intermue, les processus de changement de forme. Ils ont stoppés au plus tard à la fin de l'étape D_1 , c'est-à-dire avant la formation du futur squelette tégumentaire. La forme présentée par le deuxième gnathopode, à la mue, dépendra de la durée des processus de morphogénèse ; une légère différence (un ou deux jours) de cette durée d'un individu à l'autre se traduit par une différence importante de forme et de taille du gnathopode.

La figure 3, mieux que de longues explications, montre l'évolution du deuxième gnathopode, chez un même mâle, de la forme juvénile à la forme adulte avec passage par deux formes intermédiaires. On voit que le

propodite s'accroît rapidement. La région lobée postéro-distale qui, dans la forme juvénile, gêne la préhension par la pince, disparaît progressivement en même temps que se développe la musculature du propodite actionnant le dactyle ; celle-ci occupe entièrement l'intérieur du propodite adulte. Le dactyle s'allonge à peu près en même temps que le bord palmaire du propode ; son tégument devient épais et son ongle disparaît. Le propode et le dactyle du gnathopode adulte forment une puissante pince. Le bord palmaire porte une ornementation épicuticulaire formée de sortes de petites pustules ; en regard, le dactyle porte une ornementation à aspect plissé. L'ensemble est probablement antidérapant. Cette pince apparaît bien adaptée à son rôle dans l'appariage, déjà décrit (voir p. 429). Le lobe à ornementation épicuticulaire du carpe disparaît en même temps que celui du propode. D'autre part, comme on le voit très bien sur la figure 3, cet article se raccourcit ; nous reviendrons sur ce phénomène dont je ne connais pas d'autre exemple dans les études de la croissance des Crustacés.

Pour préciser l'appellation des formes intermédiaires, nous appellerons forme « *i* » celle qui est caractérisée par un bord palmaire perpendiculaire au bord antérieur du propode ; les lobes du propodite et du carpopodite sont encore assez importants. Nous pourrions alors distinguer des formes « *ji* », « *ia* ».

Les dimensions successives présentées par le mâle (récolté à Bloscon) de la figure 3 sont les suivantes (en millimètres) :

<i>Forme.</i>	<i>Bp3</i> (1).	<i>Pgn2.</i>	<i>Cgn2.</i>
<i>j</i>	0,95	0,41	0,48
<i>ji</i>	1,05	0,57	0,41
<i>i</i>	1,17	0,88	0,35
<i>a</i>	1,30	1,30	0,24

On constate qu'en trois intermues le *Pgn2* a triplé de longueur, tandis que le *Cgn2* est réduit de moitié.

Les dimensions de la femelle dont le gnathopode est représenté sur la figure 2 sont :

$$Bp3 = 1,30 \text{ mm}, Pgn2 = 0,48 \text{ mm}, Cgn2 = 0,78 \text{ mm}.$$

La longueur de référence, donc la taille de la femelle, est égale à celle du mâle adulte ci-dessus ; dans ces conditions, on peut apprécier l'importance du dimorphisme sexuel présenté par le deuxième gnathopode.

3. — SEPTIÈME PÉRIÉOPODE.

Le septième périopode, représenté sur la figure 4, subit chez les grands mâles un élargissement de son méropodite et de son carpopodite. La

(1) *Bp3* ou basis du troisième périopode est la longueur de référence (voir p. 445.)

morphologie ne présente aucune modification particulière. C'est donc la largeur qui est intéressante à mesurer. La largeur distale du méropodite

et la largeur proximale du carpopodite restent à peu près égales. J'ai étudié la croissance de la largeur du méropodite, plus facile à mesurer. Le *Mp7* de gauche est celui d'un mâle dont $Bp3 = 1,47$ mm ; il mesure 0,67 mm. Celui de droite appartient à un mâle dont $Bp3 = 2,32$ mm ; il mesure 1,70 mm.



Fig. 4. — *Orchestia ganimarella*. Méropodite (*Mp7*) et carpopodite (*C*) du septième péréiopode d'un mâle nouvellement adulte (à gauche) et d'un grand mâle adulte (à droite).

4. — DÉFINITION DES DIMENSIONS

Les points de repère choisis pour la mesure de la dimension d'un article doivent rester définis ou homologables à un autre repère, lorsque la forme de l'article change.

Propodite du deuxième gnathopode. —

Chez les indifférenciés et les femelles, en coupe optique, le bord antérieur du *Pgn2* apparaît très net, comme le montre la figure 2. A l'extrémité antérieure existe une soie dans le plan de la coupe optique, dont l'insertion sera prise pour repère distal. L'extrémité proximale présente un renflement qui est la coupe optique du bourrelet situé à la jonction du tégument rigide et de la membrane articulaire. Nous avons donc deux points de repère parfaitement définis qui permettent une bonne mesure de *Pgn2*.

Le point de repère distal choisi chez les indifférenciés et les femelles pour la mesure du propodite reste valable chez les mâles, pour les propodites de forme juvénile et intermédiaire ; la soie reste en effet à l'extrémité du tégument rigide, comme chez les femelles (fig. 3). Par contre, chez les mâles adultes, cette soie devient subdistale par rapport au tégument rigide, en même temps qu'apparaît un bourrelet à l'extrémité de celui-ci ; chez les très grands mâles, la soie disparaît. Par conséquent, chez les mâles adultes, nous prendrons pour point de repère distal l'extrémité du tégument rigide bien délimité par son bourrelet distal. Le repère proximal choisi chez les indifférenciés et les femelles convient également chez les mâles.

Carpopodite du deuxième gnathopode. — *Cgn2* est, comme le propodite, un article aplati. En coupe optique, son bord antérieur apparaît également

très net. Pour point de repère distal, nous ne prendrons pas la soie qui est subdistale et disparaît chez les grands mâles ; nous choisirons l'extrémité du tégument rigide, bien délimitée par son bourrelet distal. Ce point de repère est valable aussi bien pour les femelles que pour les mâles. Dans le plan de la coupe optique, il n'y a pas de membrane articulaire entre le méropodite et le carpopodite ; leur frontière est marquée par un pli qui sera le point de repère proximal du carpopodite. Chez les grands mâles, ce repère n'est pas très net, à cause de la grande épaisseur des articles et du tégument.

Méropodite du septième péréiopode. — Chacun des angles distaux porte une grande soie dans le plan de la coupe optique. La distance entre les bases de ces soies sera prise pour largeur du méropodite chez les mâles et les femelles (fig. 4).

5. — CHOIX D'UNE LONGUEUR DE RÉFÉRENCE.

Dans les études de la croissance relative, la longueur du corps est habituellement prise comme longueur de référence. Or la forme arquée des *Orchestia* rend impossible une mesure précise de la longueur du corps. Il fallait donc rechercher une autre longueur dont la croissance soit reliée à celle du corps par une seule et même loi d'allométrie chez les indifférenciés, les mâles et les femelles. Le choix d'un article de péréiopode apparaissait comme préférable à une partie du corps, car le péréiopode pouvait être monté avec les variants sexuels. J'ai donc étudié la croissance de divers articles par rapport à celle du corps. La longueur du corps est mesurée de la pointe du rostre au bord postérieur du dernier tergite du métasome (dixième tergite). Pour faire cette mesure, il faut étirer l'animal ; la longueur du corps varie facilement de 1/10 de sa valeur, suivant l'étirement.

J'ai fixé mon choix sur le *basis* du troisième péréiopode (*Bp3*). C'est un des plus

grands articles. Sa morphologie reste la même dans les deux sexes durant toute la croissance. Enfin, les points de repère entre lesquels sa longueur est mesurée sont bien définis comme le montre la figure 5. L'un est le bord proximal de la chitine rigide, l'autre est le point d'insertion de la soie postéro-distale. Si, en coordonnées logarithmiques, en adoptant un signe distinctif pour les indifférenciés, les mâles et les femelles, on porte la longueur du *Bp3* en fonction de celle du corps, on obtient un nuage de points allongé en ligne droite. Les points sont assez dispersés, ce qui est dû

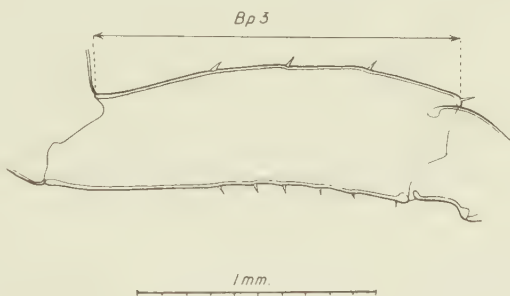


Fig. 5. — *Orchestia gammarella*. Basipodite du troisième péréiopode. *Bp3* : longueur de référence.

à l'imprécision de la mesure de la taille ; mais il n'apparaît pas de différence dans la répartition des points représentatifs des indifférenciés, des mâles et des femelles. Il n'y a ni point anguleux, ni discontinuité. La croissance de *Bp3* répond donc à la condition posée plus haut. La pente de la droite que l'on peut ajuster au nuage de points est 1,15. Si on désire connaître la constante d'équilibre de la croissance des variants sexuels en fonction de la longueur du corps, il faudra donc multiplier par 1,15 la constante calculée en prenant *Bp3* pour longueur de référence.

Notons que le choix du basis du troisième périopode comme longueur de référence apparaît assez arbitraire et seulement justifié par des raisons de commodité. Dans son étude récente sur l'allométrie et la variabilité chez *Maia squinado*, TEISSIER (1955 *a, b, c*) a décrit les variations des dimensions des appendices en fonction d'une grandeur calculée, indépendante de toute convention préalable.

J'emploierai parfois dans l'exposé, au lieu du terme « longueur de référence », celui plus expressif de taille, ce qui est justifié par la façon dont a été choisie la longueur de référence.

IV. — Croissance des variants sexuels chez les indifférenciés.

Comme nous l'avons déjà dit, à l'éclosion, les sexes ne peuvent être distingués morphologiquement. C'est seulement à la cinquième ou sixième mue qu'apparaissent le pénis chez les mâles, les oostégites chez les femelles. Avant cette mue de première différenciation morphologique externe du sexe, les *O. gammarella* sont indifférenciés.

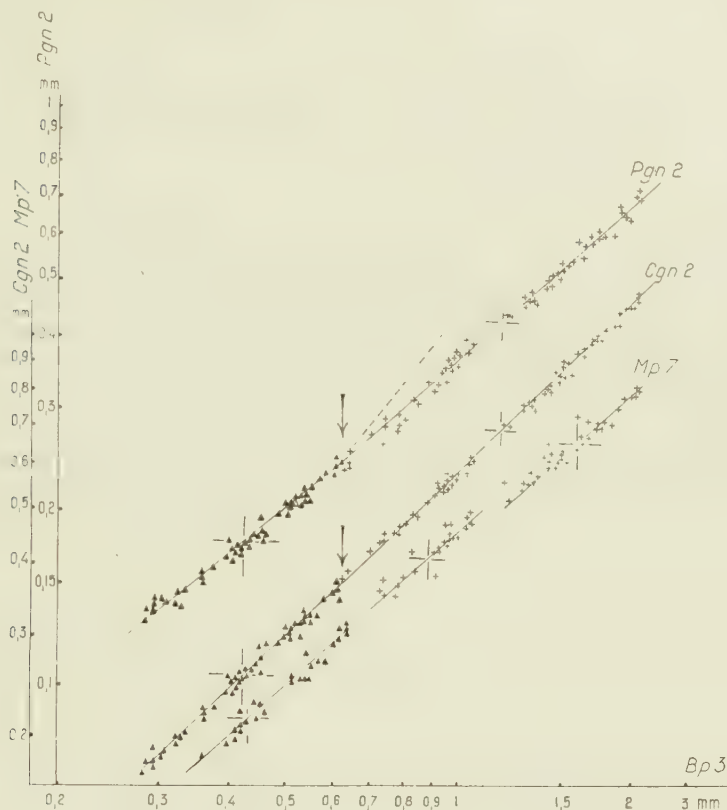
J'ai mesuré les variants sexuels de 52 individus indifférenciés. Les résultats sont portés sur le graphique 1, en coordonnées logarithmiques. On constate que la croissance relative de chacun des variants sexuels obéit à une loi d'allométrie.

Dans le tableau I, les résultats numériques sont répartis en classes d'après la longueur du *Bp3*. L'intervalle des classes est de 0,030 mm pour

TABLEAU I. — INDIFFÉRENCIÉS.

<i>Bp3</i>	<i>N</i>	<i>Pgn2</i>	<i>Cgn2</i>	<i>Mp7</i>	ARTICLES DE <i>a2</i> .	RANG DE MUE.
0,294	6	0,135	0,182	0,159	5	
0,325	5	0,140	0,198	0,164	6	1
0,360	4	0,152	0,224	0,185	7	2
0,385	4	0,161	0,232	0,195	7-8	2-3
0,417	11	0,171	0,255	0,208	8	3
0,451	6	0,182	0,276	0,224	8	3
0,507	7	0,201	0,307	0,249	9	4
0,542	5	0,212	0,324	0,265	9-10	4-5
0,613	4	0,240	0,362	0,298	10	5
	52					

Bp3 inférieur à 0,430 mm ; il est de 0,050 mm pour *Bp3* supérieur à 0,430 mm. Pour chacune des classes, les longueurs moyennes du *Bp3*, *Pgn2*, *Mp7* ont été calculées.



Graphique 1. — *Orchestia gammarella*. Indifférenciés Δ et femelles +. Longueur du propodite (*Pgn2*) et du carpopodite (*Cgn2*) du deuxième gnathopode et largeur du mérépodite (*Mp7*) du septième péréiopode en fonction de la longueur du basis (*Bp3*) du troisième péréiopode. Pour que le graphique soit lisible, les ordonnées sont décalées. Coordonnées logarithmiques.

Les constantes biométriques sont données ci-dessous pour les trois variants sexuels.

Longueur du propodite du deuxième gnathopode, *Pgn2*.

$$\alpha \pm \sigma_{\alpha} = 0,814 \pm 0,018$$

$$B \pm \sigma_B = -0,4509 \pm 0,0075 \quad \text{d'où} \quad b = 0,354 \text{ mm}$$

$$r = 0,988$$

$$N = 52$$

Longueur du carpopodite du deuxième gnathopode, *Cgn2*.

$$\alpha \pm \sigma_{\alpha} = 0,945 \pm 0,018$$

$$B \pm \sigma_B = -0,2375 \pm 0,0075 \quad \text{d'où} \quad b = 0,579 \text{ mm}$$

$$r = 0,993$$

$$N = 52$$

Largeur du méropodite du septième péréiopode, $Mp7$.

$$\alpha \pm \sigma_{\alpha} = 0,862 \pm 0,025$$

$$B \pm \sigma_B = -0,3501 \pm 0,0095 \quad \text{d'où } b = 0,447 \text{ mm}$$

$$r = 0,985$$

$$V = 35$$

V. — Croissance des variants sexuels chez les femelles.

1. — RÉSULTATS BIOMÉTRIQUES.

A la cinquième ou sixième mue après l'éclosion apparaissent les oostégites chez les femelles. Durant toute la vie de la femelle, le deuxième gnathopode et le septième péréiopode gardent chacun une forme semblable à la forme indifférenciée.

Les mensurations ont porté sur 76 femelles de toutes tailles. Les mesures sont résumées dans le tableau II : les individus sont répartis d'après la longueur du $Bp3$ en classes de 0,05 mm pour les valeurs de $Bp3$ inférieures à 1,05 mm et en classes de 0,10 mm pour les valeurs supérieures. Le tableau donne les moyennes en millimètres dans chaque classe. Les points figuratifs des mesures sont portés en coordonnées logarithmiques sur le graphique 1.

TABLEAU II. — FEMELLES.

$Bp3$	N	$Pgn2$	$Cgn2$	$Mp7$	ARTICLES DE $a2$.	RANG DE MUE.
0,64	4	0,240	0,387	0,309	10	5
0,73	5	0,276	0,440	0,360	10	5
0,78	4	0,290	0,460	0,370	11	6
0,82	5	0,308	0,480	0,395	12	7
0,89	2	0,330	0,527	0,415	12	7
0,93	5	0,351	0,550	0,435	13	8
0,97	8	0,363	0,568	0,450	13	8
1,04	4	0,387	0,610	0,480	13	8
1,24	3	0,445	0,715	0,535	15	10
1,34	8	0,470	0,775	0,567	16	11
1,46	7	0,520	0,85	0,613	16	11
1,53	5	0,540	0,89	0,630	16	
1,65	5	0,590	0,97	0,691	17	
1,74	5	0,610	1,01	0,710	17-18	
1,90	4	0,665	1,12	0,785	18-19	
2,05	4	0,720	1,18	0,825	19-20	
78						

Les croissances relatives de $Pgn2$ et de $Cgn2$ sont représentées chacune par un nuage de points allongé en ligne droite dont les constantes biométriques sont les suivantes.

Longueur du propodite du deuxième gnathopode, Pgn2.

$$\alpha = 0,925 \pm 0,013$$

$$B = -0,4342 \pm 0,0010 \quad \text{d'où} \quad b = 0,368 \text{ mm}$$

$$r = 0,993$$

$$N = 76$$

Longueur du carpopodite du deuxième gnathopode, Cgn2.

$$\alpha = 0,985 \pm 0,009$$

$$B = -0,2299 \pm 0,0007 \quad \text{d'où} \quad b = 0,599 \text{ mm}$$

$$r = 0,997$$

$$N = 76$$

La croissance relative de *Mp7* apparaît moins simple que celles de *Pgn2* et *Cgn2*. Le nuage de points figuratifs des femelles immatures et celui des femelles pubères ne sont pas dans le prolongement l'un de l'autre. Il semble que l'on ait deux droites parallèles, séparées par une discontinuité, ce que confirme le calcul des constantes biométriques.

Largeur du Mp7 chez les femelles immatures.

$$\alpha = 0,905 \pm 0,041$$

$$B = -0,332 \pm 0,003 \quad \text{d'où} \quad b = 0,466$$

$$r = 0,970$$

$$N = 29$$

Largeur du Mp7 chez les femelles pubères.

$$\alpha = 0,892 \pm 0,030$$

$$B = -0,360 \pm 0,008 \quad \text{d'où} \quad b = 0,437$$

$$r = 0,98$$

$$N = 33$$

On voit immédiatement, sans même calculer l'écart type de leur différence, que les deux valeurs de α sont les mêmes. La différence entre les valeurs de B est significative. La croissance relative de *Mp7* est donc représentée par deux droites parallèles, séparées par une discontinuité qui correspond à la mue de puberté.

Les nuages des points représentatifs de la croissance des variants sexuels des femelles comportent chacun un espace sans points, dont les limites en abscisses sont 1,04 et 1,20 mm. Les femelles dont le *Bp3* mesure moins de 1,04 mm ne présentent pas de soies ovigères; puisqu'il s'agit d'une récolte d'août (voir première partie, p. 425), ces femelles sont immatures. Les *O. gammarella* dont la longueur de référence mesure plus de 1,20 mm présentent des soies ovigères et sont donc en reproduction. D'autre part, cet intervalle dans les valeurs de la longueur de référence correspond à un passage du nombre des articles du fouet antennaire de 13 à 15.

De ces observations, j'avais déduit (H. LEGRAND, 1949, p. 165) que la mue de puberté est caractérisée par un brusque accroissement des appendices antérieurs. Mais, dans une nouvelle récolte faite à Locquémeau en août 1948, cet intervalle n'existe pas; des femelles ont un fouet antennaire avec 14 articles et un *Bp3* de dimension comprise entre 1,04 et 1,20 mm. Les plus petites femelles dont les oostégites portent des soies ovigères ont un *Bp3* de 1,20 mm. Cette dimension de la longueur de référence représente donc la taille de puberté (voir première partie) des *O. gammarella* femelles de

Locquémeau. De nombreux élevages montrent qu'il n'existe pas d'accroissement particulier des appendices lors de la mue de puberté.

Pourquoi les femelles de 1947 présentent-elles un intervalle dans leurs dimensions ? Voici l'explication que je pense pouvoir en donner. Nous savons que la saison de reproduction des *O. gammarella* sur la côte nord de Bretagne dure de février-mars à octobre-novembre. Dans une population récoltée au printemps, il y a naturellement un intervalle de taille entre les derniers-nés en automne qui ont grandi et les nouveau-nés du printemps. Au fur et à mesure de la croissance de la population, cet intervalle se déplace vers les grandes tailles. Pour la population récoltée à Locquémeau en août 1947, l'intervalle se place juste avant la taille de puberté : les femelles nées à la fin de la précédente période de reproduction (octobre-novembre) ont atteint la taille de puberté ; celles nées au début de la nouvelle période de reproduction (février-mars) ont encore deux mues à effectuer pour atteindre cette taille. Par conséquent, les femelles nées en automne sont pubères à neuf ou dix mois, celles nées au printemps sont pubères à cinq ou six mois ; rappelons que des femelles élevées au laboratoire depuis l'éclosion à 24° sont matures à quatre mois. Si les *O. gammarella* obéissaient à la règle de Dyar (constance du coefficient de croissance à la mue) et si la fréquence des mues était constante, le rapport des tailles des individus nés en automne et de celles des individus nés au printemps resterait constant quelle que soit la date de la récolte. Ceci se traduirait sur le graphique en coordonnées logarithmiques par un intervalle de largeur constante. Mais l'observation des animaux en élevage montre que la durée de l'intermue croît avec l'âge jusqu'à la puberté ; d'autre part, le coefficient de croissance est plus élevé chez les jeunes individus que chez les plus âgés. C'est pourquoi l'intervalle va en s'effaçant au fur et à mesure qu'avance la saison de reproduction.

2. — COMPARAISON ENTRE LES CROISSANCES DES VARIANTS SEXUELS CHEZ LES FEMELLES ET CHEZ LES INDIFFÉRENCIÉS.

Pour Pgn2, la différence entre les pentes des droites des indifférenciés et des femelles est : $0,925 - 0,814 = 0,111$. Le σ de cette différence est 0,022. La différence entre les pentes, étant supérieure à quatre fois son σ , est hautement significative. Les deux droites se raccordent par un point anguleux.

Pour Cgn2, la différence des pentes est : $0,985 - 0,945 = 0,040$ 0,020. La différence entre les pentes, étant égale à deux fois son σ , ne peut être considérée comme significative. On constate d'ailleurs, sur le graphique 1, que les points représentatifs des indifférenciés et des femelles sont situés sur une même droite.

Pour Mp7, la différence entre les coefficients d'équilibre des indifférenciés et ceux des femelles immatures est : $0,905 - 0,862 = 0,043$ 0,048. La différence n'est pas significative. On vérifie graphiquement que les points représentatifs de la croissance de *Mp7* chez les indifférenciés et les femelles immatures sont groupés autour d'une même droite.

En résumé, la croissance relative de *Cgn2* chez les indifférenciés et chez les femelles obéit à une seule relation d'allométrie, légèrement minorante. Ni la mue de première différenciation morphologique externe des sexes, ni la puberté ne retentissent sur cette croissance.

Par contre, sur la courbe traduisant la croissance relative de *Pgn2*, la mue de première différenciation morphologique externe du sexe est marquée par un point anguleux avec un léger accroissement de la pente qui passe de 0,81 à 0,92.

Enfin la courbe de croissance relative de *Mp7* comporte également un accident : une discontinuité, qui correspond à la mue de puberté. Cette mue est caractérisée par une diminution relative de la largeur du *Mp7*, après laquelle la pente de la droite garde la même valeur.

Notons que l'allométrie des variants sexuels chez les indifférenciés et les femelles est toujours minorante.

VI. — Croissance des variants sexuels chez les mâles.

Pour étudier les lois de la croissance relative des variants sexuels mâles, j'ai mesuré 227 mâles de toutes tailles récoltés à Locquémeau. Les résultats sont portés graphiquement (graphique 2) en coordonnées logarithmiques, en adoptant un signe distinctif pour les formes juvénile (●), intermédiaires (◐) et adulte (●) du deuxième gnathopode. Un examen des graphiques permet de distinguer d'emblée trois étapes :

— Dans une première étape, les points représentatifs de chacun des variants sexuels forment un nuage allongé en ligne droite. Le deuxième gnathopode garde durant toute cette étape une *forme juvénile*.

— Dans une deuxième étape, *Pgn2* s'accroît très rapidement et, corrélativement, la longueur du *Cgn2* diminue en valeur absolue. La croissance de *Mp7* continue celle de la première étape. Le deuxième gnathopode, durant cette étape, passe de la forme juvénile à la forme adulte en présentant des *formes intermédiaires*.

— Dans une troisième étape, les points représentatifs de *Pgn2* forment un nuage de points allongé suivant une ligne droite qui apparaît parallèle à celle de la première étape. *Cgn2* croît à nouveau. La croissance de *Mp7*, représentée jusque-là par une ligne droite, devient plus rapide. Le deuxième gnathopode, durant cette étape, garde sa *forme adulte*.

La première étape sera appelée : *étape juvénile*, la seconde : *étape intermédiaire*, et la troisième : *étape postpubérale*.

L'examen des points figuratifs de la croissance de *Pgn2* permet d'autres constatations préliminaires. Les points de l'étape juvénile et, encore davantage, ceux de l'étape postpubérale apparaissent serrés autour d'une droite, c'est-à-dire que l'allométrie de croissance est presque parfaite ; de plus, les droites semblent parallèles. Par contre, les points de l'étape intermédiaire sont assez dispersés. Un simple examen des mesures montre que, vers le centre de la distribution, pour $Bp3 = 1,02$ mm, *Pgn2* varie de 0,55 à 0,84 mm ; de même *Cgn2* varie de 0,42 à 0,28 mm. Il apparaît donc que la croissance au cours de l'étape intermédiaire est différente de la croissance durant les étapes juvénile et postpubérale.

Pour ces raisons, nous étudierons la croissance de *Pgn2* et *Cgn2* d'abord

TABLEAU III. — MALES.

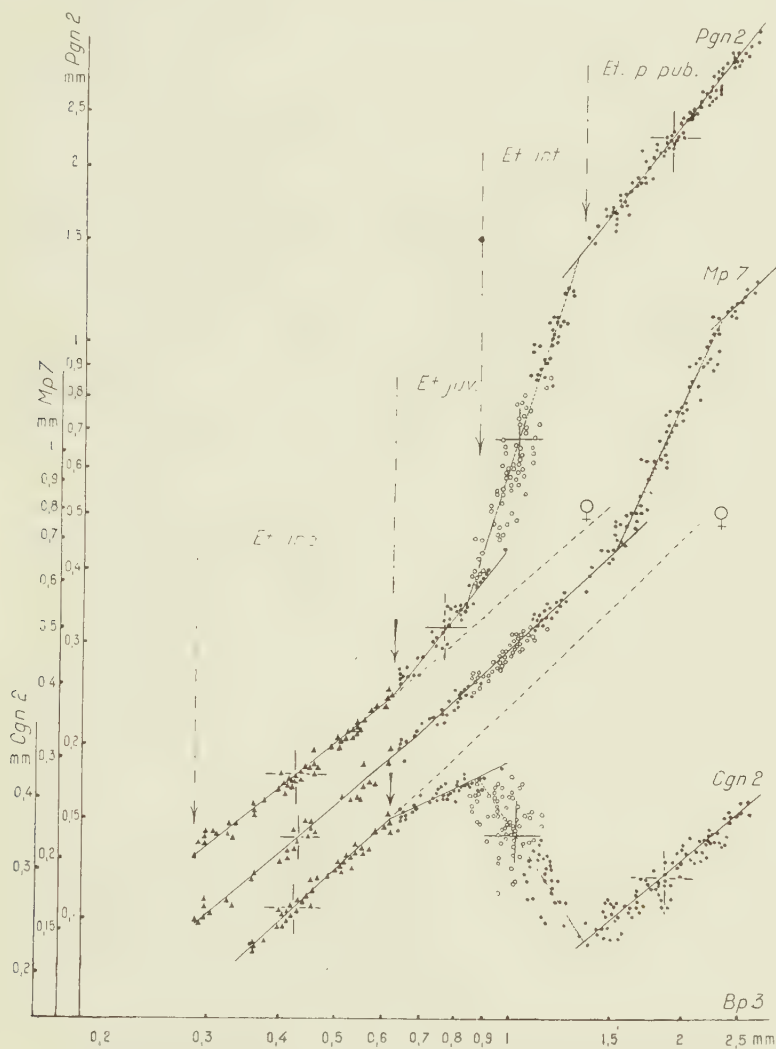
	<i>Bp3</i>	<i>N</i>	<i>Pgn2</i>	<i>Cgn2</i>	<i>Mp7</i>	ARTICLES DE <i>a2</i> .	RANG DE MUE.
ÉTAPE JUVÉNILE.	0,643	6	0,260	0,370	0,308	10	5
	0,680	5	0,270	0,386	0,329	11	6
	0,736	5	0,299	0,403	0,345	11-12	6-7
	0,770	7	0,323	0,410	0,359	11-12	6-7
	0,823	10	0,345	0,423	0,386	12	7
	0,881	6	0,388	0,425	0,407	13	8
	0,97	1	0,435	0,455		13	8
		40					
ÉTAPE INTERMÉDIAIRE.	0,87	9	0,412	0,395	0,407	13	8
	0,94	13	0,500	0,395	0,432	13	8
	0,97	15	0,586	0,356	0,457	13-14	8-9
	1,02	21	0,685	0,360	0,480	14	9
	1,08	14	0,782	0,341	0,499	14-15	9-10
	1,13	8	0,915	0,322	0,518	15	10
	1,17	11	1,06	0,287	0,540	15	10
	1,23	4	1,24	0,260	0,565	15-16	10-11
		95					
ÉTAPE POSTPUBÉRALE.	1,35	3	1,54	0,230	0,62	16	11
	1,47	9	1,68	0,246	0,69	16-17	
	1,54	11	1,80	0,250	0,76	17	
	1,66	8	2,01	0,263	0,88	17-18	
	1,75	7	2,15	0,285	1,00	18-19	
	1,84	11	2,28	0,290	1,09	18-19	
	1,96	9	2,47	0,310	1,26	19	
	2,06	5	2,62	0,322	1,40	19-20	
	2,16	9	2,76	0,331	1,56	19-20	
	2,24	7	2,90	0,345	1,67	19-20	
	2,37	7	3,16	0,360	1,81	20	
	2,45	2	3,24	0,376	1,89	20-21	
	2,51	2	3,30	0,385	1,98	21	
	2,60	2	3,47	0,390	2,03	21-22	
		92					
		227					

dans les étapes juvénile et postpubérale et ensuite dans l'étape intermédiaire. Enfin, pour la commodité de l'exposé, nous étudierons séparément la croissance de *Mp7*.

1. — ÉTAPE JUVÉNILE.

Séparation des mâles juvéniles. — Le graphique 2 montre qu'il n'existe pas d'intervalle entre les points de l'étape juvénile et ceux de l'étape

intermédiaire. D'autre part, on ne peut se baser sur un critère morphologique pour séparer les individus de ces deux étapes ; en effet, entre les formes *j* et *i* (fig. 3) existent toutes les formes intermédiaires. Il est donc nécessaire de rechercher un autre critère pour séparer les mâles appar-



Graphique 2. — *Orchestia gammarella* mâles (population de Locquêmeau). Croissance des variants sexuels. Mêmes indications que pour le graphique 1. Δ : individus indifférenciés ; $\bullet$: mâles à gnathopode de forme juvénile ou adulte ; $\circ$: mâles à gnathopode de forme intermédiaire.

tenant à l'étape juvénile des mâles appartenant à l'étape intermédiaire.

D'après le graphique, il apparaît que l'étape intermédiaire est caractérisée par un accroissement très important du propodite corrélatif d'une diminution du carpopodite. En portant graphiquement les valeurs du

rapport $\frac{Pgn2}{Cgn2}$ en fonction de $Bp3$, soit en coordonnées arithmétiques, soit en coordonnées logarithmiques, on constate l'existence d'un intervalle entre les étapes juvénile et intermédiaire qui permet la séparation des deux étapes sans ambiguïté. Il ne m'a pas paru indispensable de donner ici ces graphiques qui ont permis la distinction des points, telle qu'elle est représentée sur le graphique 2.

Le fouet antennaire des plus petits mâles possède 10 articles : mais des individus ayant 10 articles peuvent être encore indifférenciés. Donc, certains mâles abordent l'étape juvénile à la cinquième mue, d'autres à la sixième mue. Les plus grands mâles de l'étape juvénile ont 12 ou 13 articles au fouet antennaire, c'est-à-dire qu'ils ont accompli leur septième ou huitième mue (voir p. 423). Par conséquent, l'étape juvénile d'une *Orchestia gamma-rella* de Locquémeau comporte en général trois mues.

Les mensurations ont porté sur 40 mâles juvéniles. Dans le tableau III, les mâles juvéniles sont répartis en classes de 0,05 mm, d'après la longueur du $Bp3$.

Croissance de Pgn2.

$$\alpha = 1,306 \pm 0,050$$

$$B = -0,3439 \pm 0,0063 \quad \text{d'où} \quad b = 0,453 \text{ mm}$$

$$r = 0,970$$

$$N = 40$$

Croissance de Cgn2

$$\alpha = 0,516 \pm 0,038$$

$$B = -0,332 \pm 0,005 \quad \text{d'où} \quad b = 0,466 \text{ mm}$$

$$r = 0,863$$

$$N = 40$$

2. — ÉTAPE POSTPUBÉRALE.

L'étape postpubérale commence en général à la onzième, parfois à la douzième mue et dure jusqu'à la mort. La forme adulte du deuxième gnathopode a été acquise à la dernière ou avant-dernière mue de l'étape précédente (étape intermédiaire); le terme « postpubérale » est donc justifié. Durant l'étape postpubérale, le propodite et le carpopodite ne changent pas de forme et croissent avec la taille des mâles.

Le nombre d'articles du flagelle des secondes antennes n'indique plus le nombre de mues effectuées : en effet, au-delà de 16 articles, plusieurs mues peuvent avoir lieu sans apparition d'un nouvel article. Mais deux méthodes permettent de connaître le nombre de mues effectuées par un individu au cours de l'étape postpubérale de sa croissance : les élevages et la mesure du coefficient de croissance à la mue (rapport entre les longueurs après et avant la mue). Quatre mâles seulement ont été conservés assez longtemps pour atteindre une taille comparable à celle des plus grands mâles rencontrés dans la nature. Ils ont mué dix ou onze fois durant leur

étape postpubérale. Des mesures de la longueur de référence ont été pratiquées avant et après la mue, chez des mâles pubères de tailles diverses et vivant depuis plus ou moins longtemps en élevage à 24°; les coefficients de croissance obtenus varient entre 1,06 et 1,10. Chez d'autres mâles, la longueur de référence ayant été mesurée une première fois, la seconde mesure est intervenue après la deuxième, la troisième..., n^e mue suivante, n étant au plus égal à 6. Le calcul du coefficient moyen de croissance à la mue donne des chiffres comparables aux précédents. Le plus grand $Bp3$ mesuré a une longueur de 2,35 mm, alors que cet article peut dépasser 2,60 mm. Il n'est pas impossible que, chez les très grands mâles, le coefficient de croissance diminue à l'approche de la mort. Si nous admettons que le rapport des longueurs du $Bp3$ avant et après une mue reste égal à 1,08 pendant toute l'étape postpubérale, 9 mues sont nécessaires pour que $Bp3$ passe de 1,35 à 2,60 mm. Si l'accroissement à la mue diminue à la fin de la vie, le nombre réel de mues est supérieur à 9. Étant donnés les résultats obtenus avec les élevages, le nombre de mues peut être considéré comme certainement très proche de 10.

Voici les constantes biométriques de l'étape postpubérale, calculées à partir des mesures concernant 92 mâles.

Croissance de Pgn2.

$$\begin{aligned} x &= 1,281 \pm 0,018 \\ B &= 0,0163 \pm 0,0050 \quad \text{d'où} \quad b = 1,038 \text{ mm} \\ r &= 0,991 \\ N &= 92 \end{aligned}$$

Croissance de Cgn2.

$$\begin{aligned} x &= 0,837 \pm 0,027 \\ B &= -0,757 \pm 0,008 \quad \text{d'où} \quad b = 0,175 \text{ mm} \\ r &= 0,953 \\ N &= 92 \end{aligned}$$

Les droites représentatives de la croissance de $Pgn2$ durant l'étape juvénile et l'étape postpubérale présentent entre elles une différence de pentes : $1,306 - 1,281 = 0,025$. Le σ de cette différence est 0,024.

Les étapes juvénile et postpubérale de la croissance relative de Pgn2 ont donc la même constante d'équilibre.

En ce qui concerne $Cgn2$, la constante d'équilibre de l'étape juvénile (0,516 $\pm$ 0,038) est significativement plus petite que celle de l'étape postpubérale (0,837 $\pm$ 0,027).

3. — ÉTAPE INTERMÉDIAIRE.

Au cours de l'étape intermédiaire, la croissance de $Pgn2$ apparaît beaucoup plus rapide que dans les autres étapes. Par contre, $Cgn2$ montre une diminution en valeur absolue de sa longueur. Sur le tableau III des

moyennes, on peut voir, d'après le nombre d'articles du fouet antennaire, que l'étape intermédiaire comporte en général 3 mues, parfois 4. Elle débute à la huitième, quelquefois à la neuvième mue, et se termine après la dixième, parfois la onzième mue.

Durant l'étape intermédiaire, le deuxième gnathopode passe de la forme juvénile à la forme adulte. Comme nous l'avons déjà dit (p. 442), il existe de nombreuses formes intermédiaires entre les formes juvénile et adulte.

À la première mue, la forme du deuxième gnathopode peut être la forme *jl*, ou une forme plus proche de la forme *j* ou, au contraire, de la forme *i*.

À la deuxième mue, le gnathopode présente la forme *i* ou une forme plus ou moins évoluée vers la forme adulte.

À la troisième mue, le gnathopode acquiert la forme adulte ; quelquefois il présente une forme très proche de la forme *a* et comporte encore une petite zone à ornementation épicuticulaire sur le propodite et carpopodite.

L'étape intermédiaire comporte parfois une quatrième mue, avec évidemment une forme adulte.

Si nous ajustons une ligne droite au nuage de points représentatifs de l'étape intermédiaire de *Pgn2*, nous constatons, sans même faire de calculs, que la dispersion des points autour de la droite est plus importante que dans les autres étapes. Il en est de même en ce qui concerne *Cgn2*.

Obtiendrait-on une représentation statistique de cette étape plus satisfaisante au moyen de plusieurs droites séparées par des discontinuités ? Un examen attentif de la distribution des points ne permet de déceler aucun groupement de ceux-ci en lignes droites. Si on représente graphiquement par un signe particulier les individus ayant atteint la même mue, il n'apparaît aucun groupement en ligne droite. Une séparation des formes : *jl*, *i*, *a*, ne donne pas plus de résultats ; d'ailleurs, un tel groupement est très arbitraire, puisque entre les formes juvénile et adulte existent tous les intermédiaires.

Dans ces conditions, nous ajusterons une droite de TEISSIER au nuage de points représentatifs des dimensions relatives de *Pgn2* durant l'étape intermédiaire, ainsi qu'au nuage de points relatif à *Cgn2*. Nous discuterons ensuite la signification de cette droite.

Croissance de Pgn2.

$$\alpha = 3,37 \pm 0,43$$

$$B = 0,2046 \pm 0,0016 \quad \text{d'où} \quad b = 0,625 \text{ mm}$$

$$r = 0,928$$

$$N = 95$$

Croissance de Cgn2.

$$\alpha = 1,53 \pm 0,06$$

$$B = 0,4431 \pm 0,0007 \quad \text{d'où} \quad b = 0,360 \text{ mm}$$

$$r = 0,928$$

$$N = 95$$

A. Interprétation de l'étape intermédiaire et des autres étapes.

Comme l'a souligné TEISSIER (1948), l'allométrie s'explique entièrement par l'inégale sensibilité de deux variants au même ensemble de facteurs. Ainsi, les points représentatifs de la croissance de *Pgn2* sont serrés autour d'une droite de pente 1,28 ; cela signifie qu'en moyenne *Pgn2* est 1,28 fois plus sensible que *Bp3* à l'ensemble des facteurs qui agissent sur la croissance durant l'étape postpubérale.

Lorsque interviennent des facteurs qui agissent électivement sur un des organes, le coefficient de corrélation diminue. La dispersion des points figuratifs autour de la droite d'allométrie augmente, ce que traduit l'accroissement des variances liées de *X* et de *Y* ; la détermination de α devient en même temps plus imprécise, comme le montre l'expression de sa variance, $\frac{\alpha^2 (1 - r^2)}{N}$.

Il faut donc, pour interpréter les différentes étapes, comparer les coefficients de corrélation et les variances liées.

Le coefficient de corrélation, *r*, pour les différentes étapes de la croissance de *Pgn2*, présente les valeurs suivantes :

Étape indifférenciée : 0,988 ;
 Étape juvénile : 0,970 ;
 Étape intermédiaire : 0,928 ;
 Étape postpubérale : 0,991.

Il est nettement plus faible dans l'étape intermédiaire que dans les autres étapes. Il faut d'ailleurs remarquer que les accroissements globaux des variables sont importants dans l'étape intermédiaire, ce qui améliore le coefficient de corrélation de cette étape par rapport à ceux des autres étapes.

La mesure de la surface moyenne des triangles d'ajustement joue par rapport à la droite de TEISSIER le même rôle que la variance liée de la méthode classique de régression ; TEISSIER l'a appelée *covariance liée*. Elle est égale en tous points d'une distribution à $\sigma_x \sigma_y (1 - r)$.

La *covariance liée* a, pour les diverses étapes de la croissance de *Pgn2*, les valeurs ci-dessous :

Étape indifférenciée : 0,000 087 ;
 Étape juvénile : 0,000 091 ;
 Étape intermédiaire : 0,000 398 ;
 Étape postpubérale : 0,000 070.

Les étapes indifférenciée, juvénile et postpubérale de la croissance relative du *Pgn2* des mâles ont un coefficient de corrélation proche de 1 ; les covariances liées ont des valeurs voisines et remarquablement faibles. La croissance relative durant chacune de ces étapes, et en particulier durant l'étape postpubérale, est donc une allométrie presque parfaite.

L'étape intermédiaire a un coefficient de corrélation plus faible que celui des autres étapes. La covariance liée est 4,4 fois plus élevée que dans l'étape

juvénile et 5,7 fois plus élevée que dans l'étape postpubérale. *Durant l'étape intermédiaire, la longueur du Pgn2 s'écarte donc notablement des précisions permises par la relation d'allométrie, ce qui indique l'action élective d'un facteur sur la croissance de ce variant sexuel.*

Pour *Cgn2*, les valeurs de r et des covariances liées ne sont pas aussi démonstratives que pour *Pgn2*.

On a en effet :

	r	COVARIANCE LIÉE.
Étape indifférenciée	0,993	0,000 06
Étape juvénile	0,863	0,000 16
Étape intermédiaire	— 0,928	0,000 24
Étape postpubérale.....	0,953	0,000 18

Mais il faut considérer que la croissance de *Cgn2* est, somme toute, anormale. Le raccourcissement durant l'étape intermédiaire est une croissance singulière ! D'autre part, la mesure de l'article, chez les mâles de l'étape postpubérale, est peu précise, la limite proximale devenant difficile à repérer. L'erreur de mesure est assez importante pour être susceptible d'augmenter la dispersion des points. En effet, un *Cgn2* de longueur moyenne, soit 0,29 mm, est mesuré avec une erreur absolue dont la limite supérieure est 0,01 mm. Nous avons $\log 0,30 - \log 0,29 = 0,015$. Le carré de cet écart : 0,000 225, est de l'ordre de la valeur moyenne de la variance liée de *Cgn2* dans l'étape postpubérale (0,00039).

Pour pousser plus loin l'étude de l'étape intermédiaire, j'ai mesuré quelques croissances individuelles.

Les appendices des *O. gammarella* sont trop petits pour être mesurés sur le vivant. On peut penser à immobiliser l'animal couché sur le côté et à faire les mesures à la loupe binoculaire, mais il est impossible de mesurer ainsi le *Bp3*, le point de repère proximal n'étant pas visible ; seul le *Pgn2* serait mesurable sans trop d'imprécision. J'ai donc procédé de la manière suivante : un deuxième gnathopode et un troisième péréiopode sont amputés et mesurés ; après la mue suivante, les appendices symétriques sont mesurés à leur tour. J'ai vérifié que la régénération d'un appendice ne modifiait pas la croissance de l'appendice symétrique. Nous n'obtenons, évidemment, que deux points par individu. La mesure des exuvies donne des points supplémentaires ; mais les exuvies sont difficilement recueillies, car elles sont mangées dans l'heure qui suit la mue.

Des mesures de croissances individuelles ont été faites sur des *O. gammarella* mâles récoltés à la pointe de Blosson et élevés à 24° (la croissance des populations de Blosson sera exposée plus loin, mais nous en tiendrons compte dans la discussion suivante).

Treize mâles ont été mesurés lors de 2 mues consécutives. Chez 4 autres, les mesures concernent 3 mues.

Neuf seulement de ces croissances individuelles ont été portées sur le graphique 3, afin que celui-ci reste lisible : chez 6 individus, les mesures concernent 2 mues consécutives ; chez 2 individus, elles concernent 3 mues consécutives ; pour l'individu dont la croissance est représentée en pointillé, les mesures s'étendent sur 4 mues, mais il n'a pas été fait de mesures à la deuxième mue. Tous les individus, soit 4, dont le premier point appartient à l'étape juvénile, sont représentés sur le graphique ; ces individus permettent, en effet, de suivre le passage de l'étape juvénile à l'étape intermédiaire.

Les mesures de croissance individuelle, quoique peu nombreuses, permettent les constatations intéressantes exposées ci-dessous ; nous considérerons surtout les croissances individuelles de *Pgn2*.

Les points représentatifs des mues de même rang sont loin d'être alignés, ce que nous avons déjà constaté pour la population de Locquémeau. Ceci confirme l'impossibilité de représenter l'étape intermédiaire par une série de droites correspondant à des stades de la croissance.

Pour les quatre croissances comportant trois points, ceux-ci sont sensiblement sur une droite ; le premier point de trois de ces croissances (représentées sur le graphique) fait partie de l'étape juvénile. Ainsi, après la dernière mue de l'étape juvénile, la loi



Graphique 3. — *Orchestia gammarella* mâles. Croissances individuelles. Les chiffres indiquent le rang de la mue au cours de l'étape intermédiaire. Signes comme pour le graphique 2.

de croissance relative change. Au cours de cette nouvelle croissance, les points relatifs à chaque individu s'alignent entre eux et avec le dernier point de l'étape juvénile.

Si nous admettons que les droites obtenues avec deux points représentent sensiblement les croissances individuelles, la moyenne des pentes des 17 droites est 1,66 avec $\sigma = 0,80$ pour $Pgn2$. La pente de la droite représentative de l'étape intermédiaire de la croissance de $Pgn2$ dans une population de Blosson (chapitre II) est : $3,48 \pm 0,20$. Ces deux valeurs ne présentent pas de différence significative. Il est donc justifié de calculer une droite de TEISSIER pour l'étape intermédiaire de la croissance de $Pgn2$, la pente de cette droite étant sensiblement la pente moyenne des croissances individuelles.

Il en est de même pour *Cgn2*, puisque la pente moyenne calculée à partir des croissances individuelles est : 2,2, et celle calculée à partir des mesures sur la population : 1,95.

L'étude des croissances individuelles montre que les mâles quittent l'étape juvénile à des tailles assez variables d'un individu à l'autre. Les quatre points appartenant à l'étape juvénile ont en effet pour abscisses : $\log 0,95 \text{ mm} = -0,02$; $\log 0,97 \text{ mm}$; $\log 1,11 \text{ mm}$ et $\log 1,12 \text{ mm} = 0,05$; ce qui fait un intervalle de 0,07. L'observation du graphique représentatif de la croissance de la population de Locquêmeau montre également un tel intervalle qui a pour limite : $\log 0,08 \text{ mm} = -0,10$ et $\log 0,95 \text{ mm}$

0,02, soit donc une étendue de 0,08 (nous commenterons au chapitre II le décalage de ces intervalles).

En résumé, l'étude de croissances individuelles montre qu'à partir d'une taille assez variable avec les individus, la croissance du *Pgn2* et du *Cgn2* des mâles juvéniles se modifie brusquement. L'existence de croissances individuelles, plus ou moins parallèles, indique que l'étape intermédiaire ne comporte pas de relation nécessaire entre la longueur du variant sexuel et la longueur de référence. Des preuves supplémentaires et tout à fait démonstratives de cette absence de relation seront apportées au chapitre II, par l'étude comparée de la croissance des variants sexuels dans différentes populations, et au chapitre III, par l'étude quantitative de la régénération des variants sexuels. Par contre, l'étude des croissances individuelles démontre l'existence d'une relation nécessaire entre les longueurs du *Pgn2* et du *Bp3* dans l'étape postpubérale, c'est-à-dire que la constante d'équilibre α et l'indice origine b sont définis pour la population. En effet, les derniers points des croissances individuelles ont des positions quelconques par rapport à la droite postpubérale ; cependant, à la mue suivante, ils viendront se grouper autour de cette droite. Plus précisément, dès que le propodite du deuxième gnathopode a acquis une dimension relative correspondant à la loi de l'étape postpubérale, sa croissance obéit nécessairement à cette loi. Il en est de même pour le carpopodite.

L'étape intermédiaire apparaît donc comme une étape de passage durant laquelle les dimensions du *Pgn2* et du *Cgn2* ne sont pas reliées à la longueur de référence par une loi d'allométrie. Elle peut être homologuée à une *discontinuité* qui sépare les deux droites représentatives des croissances juvénile et postpubérale. Les discontinuités mises en évidence jusqu'ici correspondent au passage, lors d'une seule mue, d'une loi à une autre loi de croissance ; par contre, une *Orchestia gammarella* doit muer quatre ou cinq fois pour passer de la loi juvénile à la loi postpubérale.

La droite de TEISSIER que nous avons calculée à partir des mesures des mâles de l'étape intermédiaire n'est pas une droite d'allométrie, mais la droite représentative de la croissance moyenne. Elle sera figurée par un trait interrompu sur les graphiques.

Nous pouvons maintenant préciser notre interprétation physiologique de la croissance du deuxième gnathopode. *L'intervention d'un facteur fait passer le variant sexuel de l'équilibre juvénile à l'équilibre postpubéral. Lorsque ce dernier est atteint, le deuxième gnathopode n'est plus sensible au*

facteur, et la constante d'équilibre de la croissance de P_{gn2} redevient égale à celle de l'étape juvénile.

B. Observations sur le raccourcissement du carpopodite du deuxième gnathopode. — Le raccourcissement du C_{gn2} au cours de l'étape intermédiaire est un phénomène remarquable. A ma connaissance, il n'en a pas été signalé d'autres exemples chez les Crustacés.

On peut, tout d'abord, se demander si la diminution de la distance entre les deux points de repère correspond à une diminution réelle de la

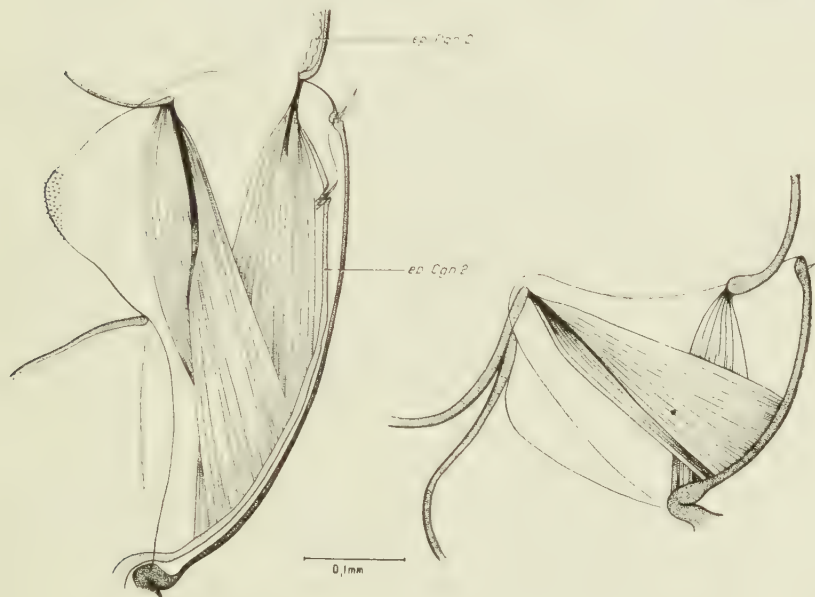


Fig. 6. — *Orchestia gammarella* mâle. Schéma de la musculature du carpopodite du deuxième gnathopode. — A gauche : gnathopode de forme intermédiaire (*ji*) ; à droite : gnathopode de forme adulte. — *ep. Pgn2* : épithélium du propodite ; *ep. Cgn2* : épithélium du carpopodite. Le raccourcissement du carpopodite au cours de sa croissance apparaît nettement.

longueur de l'article. L'examen de la figure 3 montre que les points de repère restent extrêmes ; par conséquent, leur distance représente, dans toutes les formes du gnathopode, la longueur du carpopodite. Celle-ci diminue donc effectivement au cours de l'étape intermédiaire. On ne peut qualifier ce raccourcissement d' « énantiométrie » puisque l'étape intermédiaire n'est pas une étape d'allométrie.

Il est intéressant d'étudier l'évolution anatomique du carpopodite au cours de son raccourcissement. La figure 6 représente schématiquement le carpopodite d'un gnathopode de forme *ji* et celui d'un gnathopode de forme adulte. Le gnathopode *ji* est figuré au début de l'étape D_2 de l'intermue : dans le propodite, la future cuticule apparaît plissée (on observe cet aspect chaque fois qu'il y a accroissement de taille à la mue) ; par contre, la future

cuticule du carpopodite est lisse, ce qui indique l'absence d'accroissement de l'épithélium. La position de la future soie distale montre que la nouvelle longueur sera plus petite que l'ancienne.

Les muscles sont longitudinaux. Le muscle antérieur occupe toute la longueur du carpopodite. La comparaison des muscles du carpopodite de forme *ji* et du carpopodite de forme *a* montre que les apodèmes musculaires de ce dernier ont disparu et que les muscles s'insèrent directement sur les épaisissements squelettiques du propodite ; de plus, les muscles eux-mêmes sont plus courts dans la forme *a* que dans la forme *ji*. Ce raccourcissement musculaire est un phénomène remarquable qu'il serait intéressant d'étudier.

La figure 3 indique que le *Cgn2* s'élargit. La surface de l'article diminue-t-elle durant l'étape intermédiaire ? Pour répondre à cette question, j'ai mesuré la surface du carpopodite. Cette étude a demandé beaucoup de travail pour des résultats peu significatifs.

Mesures de la surface du carpopodite. — Le carpopodite est un article relativement plat dans les formes jeunes et intermédiaires. Dans les formes adultes, il devient plus cylindrique ; aussi, chez les mâles adultes, j'ai isolé le carpopodite et je l'ai aplati entre lame et lamelle. Le carpopodite est dessiné à la chambre claire. Les faces interne et externe sont à peu près les mêmes. La surface limitée par le contour représente donc sensiblement la demi-surface du carpopodite. La surface du dessin divisé par le carré du grandissement donne la valeur de la demi-surface du carpopodite. La mesure de la surface des dessins a été faite par deux méthodes qui ont donné sensiblement les mêmes résultats : au planimètre et par pesée.

Les mesures ont porté sur 23 individus. Les résultats sont donnés dans le tableau IV. Sur le graphique 4 sont figurés les points représentatifs de la surface du *Pgn2* et du *Cgn2* en fonction de la longueur du *Bp3*. On constate qu'il y a diminution en valeur absolue de la surface du carpopodite lors de la mue d'acquisition de la forme adulte par le gnathopode ou lors de la mue précédente.

Comment s'opère la réduction de la surface du *Cgn2* ? Y a-t-il diminution du nombre des cellules épithéliales ou réduction de la surface cellulaire ? Pour répondre à ces questions, j'ai effectué des mesures de la surface des cellules épithéliales.

Mesure de la surface des cellules épithéliales du carpopodite. — On sait que, dans le squelette tégumentaire, on observe un réseau hexagonal qui est la marque du pourtour des cellules épithéliales ; en effet, ce pourtour sécrète une substance tégumentaire différente de celle sécrétée par le centre de la cellule. Le réseau est visible, à fort grossissement, dans les régions bien planes de l'article. Si, immédiatement après l'amputation, l'article est plongé dans une solution de nitrate d'argent, le réseau s'imprègne d'argent et devient très distinct.

Par les mêmes méthodes que pour la surface du carpopodite, j'ai mesuré la surface occupée par une centaine de cellules. Dans la région centrale du carpopodite, les cellules épithéliales présentent des surfaces à peu près égales. On obtiendra donc dans cette région une bonne valeur de la surface cellulaire. J'ai effectué des mesures sur une vingtaine de mâles.

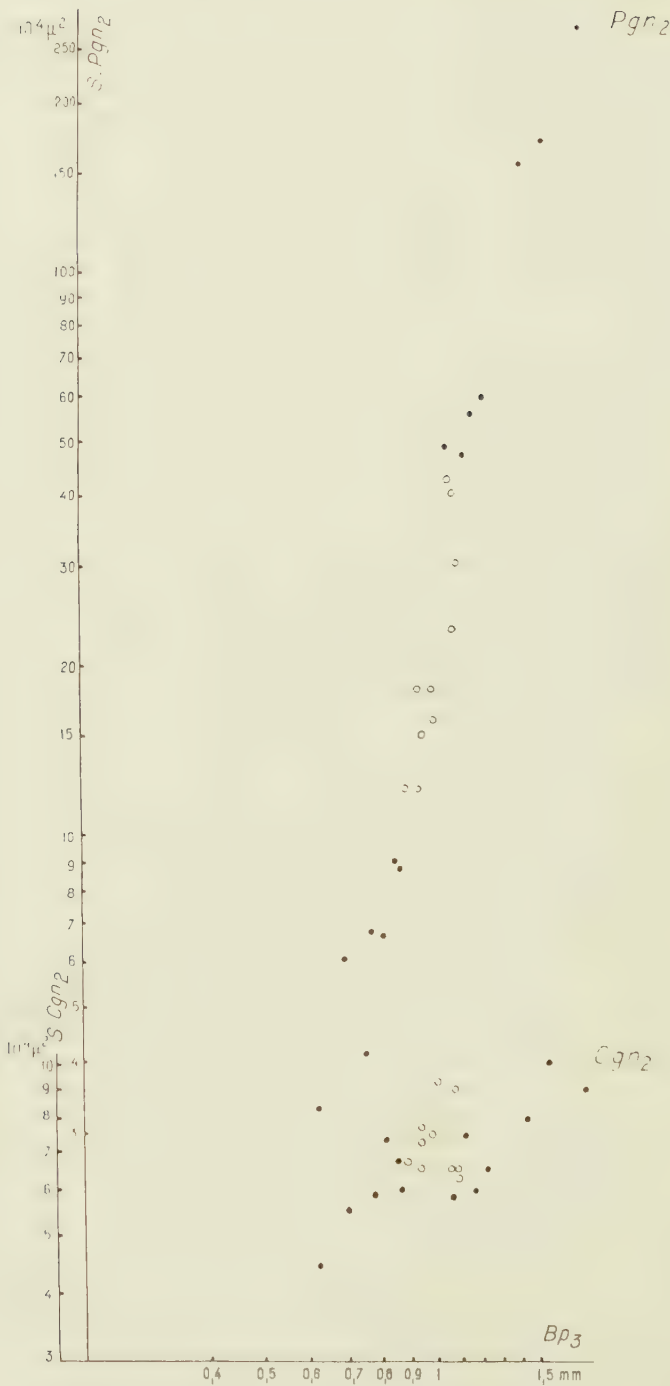
TABLEAU IV. — MALES RÉCOLTÉS A LOCQUÉMEAU EN 1947. MESURES DE SURFACE.

FORME.	<i>Bp3</i>	<i>S. Bp3</i> 10 ⁻² mm ² .	<i>Pgn2</i>	<i>S. Pgn2</i> 10 ⁻² mm ² .	<i>Cgn2</i>	<i>S. Cgn2</i> 10 ⁻² mm ² .	<i>a2</i>	
<i>j</i>	0,617	13,4	0,233	3,3	0,343	4,4	10	ÉTAPE JUVÉNIILE.
<i>j</i>	0,69	19,5	0,280	6	0,393	5,5	11	
<i>j</i>	0,77	23	0,318	6,7	0,390	5,8	11	
<i>j</i>	0,81	26	0,325	6,6	0,447	7,3	12	
<i>j</i>	0,85	26	0,398	9	0,410	6,7	12	
<i>j</i>	0,865			8,7		6		
<i>ji</i>	0,885	27	0,440	12	0,385	6,7	13	ÉTAPE INTERMÉDIAIRE.
<i>ji</i>	0,93	30	0,460	12	0,433	7,7	13	
<i>ji-i</i>	0,93	31	0,505	18	0,36	6,5	13	
<i>ji</i>	0,94	33	0,470	15	0,40	7,3	13	
<i>ji</i>	0,98	33	0,525	18	0,425	7,5	14	
<i>i</i>	0,99			16		9,3		
<i>a</i>	1,05	37	0,915	48	0,255	5,8	14	
<i>ia</i>	1,06	38	0,830	42	0,330	6,5	14	
<i>ji</i>	1,07	41	0,595	23	0,435	9		
<i>i</i>	1,08	41	0,67	30	0,37	6,5	14	
<i>i</i>	1,08	41	0,775	40	0,36	6,3	14	
<i>a</i>	1,12	40	0,905	47	0,305	7,5	14	
<i>a</i>	1,16	43	1,03	55	0,256	6,0	15	
<i>a</i>	1,22	55	1,05	59	0,29	6,5	15	
<i>a</i>	1,43	66	1,71	154	0,265	8,0	17	ÉTAPE POST- PUBÉRALE.
<i>a</i>	1,56	80	1,80	167	0,267	10	17	
<i>a</i>	1,81	100	2,22	266	0,277	9	18	

TABLEAU V. — SURFACES CELLULAIRES.

FORME DE <i>Gn2</i> .	<i>Bp3</i> en mm.	<i>Pgn2</i> en mm.	<i>Cgn2</i> en mm.	CELLULES DU <i>Pgn2</i> . Surf. en μ^2 .	CELLULES DU <i>Cgn2</i> . Surf. en μ^2 .
<i>ji</i>	0,99	0,475	0,46	155	155
<i>ia</i>	1,23	1,01	0,30	240	180
<i>a</i>	1,86			230	144
<i>a</i>	1,87			237	154

Les résultats concernant les meilleures mesures sont donnés dans le tableau V. Le nombre de mesures effectuées est trop faible pour pouvoir en déduire des conclusions précises. Il paraît certain que la surface des cellules du *Cgn2* reste à peu près stationnaire. Il est donc fort probable que le nombre des cellules épithéliales du carpopodite du deuxième gnathopode diminue au cours de l'étape intermédiaire de croissance des mâles.



4. — CROISSANCE DU MÉROPODITE DU SEPTIÈME PÉRIÉOPODE.

Étape juvénile=intermédiaire. — Les points figuratifs de la largeur relative du $Mp7$ pendant l'étape juvénile sont alignés avec ceux de l'étape intermédiaire. Nous calculerons donc la pente de la droite d'allométrie pour l'ensemble de ces points. Les étapes juvénile et intermédiaire ne formant qu'une étape pour la croissance de $Mp7$, nous dirons : étape juvénile-intermédiaire.

Le calcul des constantes biométriques donne les résultats ci-dessous :

$$\alpha = 0,950 \pm 0,014$$

$$B = -0,332 \pm 0,001$$

$$r = 0,987$$

$$N = 126$$

Comparons la croissance du $Mp7$ des mâles durant l'étape juvénile-intermédiaire avec celle des femelles immatures. La différence entre les pentes des droites est : $0,950 - 0,905 = 0,045 \pm 0,043$; ces pentes ne diffèrent donc pas. L'abscisse du point moyen pour chacune des droites étant proche de 0, la comparaison des valeurs de B peut nous renseigner sur les différences de position des droites relatives aux mâles et aux femelles. Pour les mâles, $B = -0,332 \pm 0,001$; pour les femelles, $B = -0,332 \pm 0,003$. Ces deux valeurs de B sont identiques. La loi de croissance relative du $Mp7$ des mâles durant l'étape juvénile-intermédiaire est donc identique à celle du $Mp7$ des femelles immatures.

Comparons maintenant la croissance du $Mp7$ des mâles appartenant à l'étape juvénile-intermédiaire avec celle du $Mp7$ des individus indifférenciés. La différence entre les pentes des droites représentatives est : $0,950 - 0,862 = 0,088 \pm 0,029$; elle est comprise entre 2 et 3 fois son erreur. Il y a donc possibilité d'une différence entre ces pentes. Mais on observe graphiquement que les points figuratifs de la croissance de $Mp7$ chez les mâles de l'étape juvénile-intermédiaire, les indifférenciés et les femelles immatures forment un seul nuage de points, allongé en ligne droite. Par conséquent, la croissance relative de la largeur du méropodite du septième périopode chez les indifférenciés, chez les mâles durant l'étape juvénile-intermédiaire et chez les femelles immatures obéit à une seule et même loi d'allométrie.

Étape postpubérale. — L'examen du graphique 2 montre qu'après l'étape juvénile-intermédiaire la croissance de $Mp7$ s'accélère. Si on essaie d'ajuster une droite au nuage de points, on constate que : d'une part, les points sont notablement dispersés autour de cette droite alors qu'ils étaient bien groupés autour de la droite de l'étape juvénile-intermédiaire ; d'autre part, les derniers points sont situés à droite de la courbe. Bien que peu nombreux, ces derniers points s'alignent nettement sur une droite parallèle à celle de l'étape juvénile-intermédiaire. La croissance du deuxième

gnathopode nous permet d'interpréter celle du mérupodite du septième périopode. Le nuage de points dispersés, représentatif de l'étape post-pubérale de *Mp7*, apparaît homologue du nuage représentatif de l'étape intermédiaire de *Pgn2* (ou *Cgn2*). L'étape postpubérale de la croissance de *Mp7*, comme l'étape intermédiaire de *Pgn2*, n'est pas une étape de croissance allométrique, mais une discontinuité entre deux étapes parallèles de croissance allométrique : l'étape juvénile-intermédiaire et la dernière étape, que nous appellerons *étape post-postpubérale*. L'étape post-pubérale de la croissance de *Mp7* doit donc être due, comme l'étape intermédiaire de la croissance de *Pgn2* et *Cgn2*, à l'intervention d'un facteur hormonal agissant électivement sur cet article (et sur le carpopodite qui s'élargit également).

La droite que l'on peut ajuster au nuage de points et qui représente la croissance moyenne durant l'étape postpubérale a pour pente : $\alpha = 2,2$.

On voit, sur le graphique, que les plus petits mâles chez lesquels débute l'élargissement accéléré du *Mp7* ont une longueur de référence égale à 1,50. Or, les plus petits mâles de l'étape postpubérale de la croissance du deuxième gnathopode ont un *Bp3* de longueur égale à 1,35 mm. Le coefficient de croissance à la mue (voir p. 455) étant 1,08, il faut deux mues pour que *Bp3* passe de 1,35 à 1,50 mm. Par conséquent, l'étape postpubérale de la croissance du mérupodite du septième périopode débute à la deuxième mue après celle du début de l'étape postpubérale de la croissance du deuxième gnathopode.

Les changements d'étape ne sont donc pas simultanés pour tous les variants sexuels d'*Orchestia gammarella*.

La plus petite longueur de référence des mâles qui ont atteint l'étape post-postpubérale est 2,20 mm. Il faut qu'un mâle mue cinq fois pour que le basis du troisième périopode passe de 1,50 à 2,20 mm. L'étape post-pubérale de la croissance de *Mp7* comporte donc 5 mues. Enfin, si on admet que le coefficient de croissance à la mue reste égal à 1,08, l'étape post-postpubérale ne comporte que 2 mues.

La croissance de *Mp7* peut se résumer ainsi : jusqu'au début de l'étape postpubérale, *Mp7* ne se comporte pas comme un variant sexuel ; sa croissance obéit à la même relation d'allométrie chez les indifférenciés, les mâles et les femelles. Après la deuxième mue de l'étape postpubérale, la croissance de *Mp7*, sous l'action d'un facteur, s'accélère brusquement. Quand *Mp7* a atteint une dimension relative correspondant à l'étape post-postpubérale, il devient insensible à l'action de ce facteur et croît à nouveau selon la loi d'allométrie de l'étape juvénile-intermédiaire.

La plupart des individus meurent avant d'atteindre l'étape post-post-pubérale. C'est seulement à cette étape que tous les variants sexuels d'*Orchestia gammarella* ont acquis leur état d'équilibre.

Comment expliquer que la croissance de *Mp7* n'est modifiée qu'après le début de l'étape postpubérale ? Autrement dit, pourquoi, au début de l'étape intermédiaire, le septième périopode n'est-il pas sensible au

facteur qui agit sur le deuxième gnathopode ? On peut penser à deux explications :

— ou bien *Mp7* est insensible au facteur qui agit sur *Pgn2* et *Cgn2*, et c'est un autre, apparaissant au début de l'étape postpubérale, qui déclenche son élargissement ;

— ou bien le seuil de sensibilité du septième péréiopode est plus élevé que celui du gnathopode ; lorsque le facteur n'agit plus sur le gnathopode, sa concentration augmente dans le sang et atteint le seuil de sensibilité de *Mp7*.

En dehors des expériences proprement endocrinologiques, les expériences suivantes, qui m'ont été suggérées par M. TEISSIER, sont susceptibles d'apporter quelques éclaircissements. Il s'agit d'empêcher les gnathopodes de devenir adultes par amputations répétées ; le facteur agissant sur la croissance des gnathopodes est ainsi mobilisé. Si la deuxième hypothèse émise ci-dessus est valable, le rapide élargissement des septièmes péréiopodes doit être supprimé ou ralenti. J'ai opéré de la manière suivante : au cours d'une mue de l'étape intermédiaire, les gnathopodes de la deuxième paire sont amputés entre le coxa et le basipodite. L'amputation est renouvelée après chaque mue. De cette façon, le régénérat ne présente jamais la forme adulte. Sur les 10 mâles opérés, 2 n'ont montré aucune modification de la croissance de leurs septièmes péréiopodes. Par contre, les points représentatifs de la croissance du *Mp7* des 8 autres se placent entre la courbe normale et le prolongement de la courbe juvénile-intermédiaire. Ces résultats apparaissent en faveur de la seconde hypothèse. Les expériences mériteraient d'être reprises avec un plus grand nombre de mâles.

VII. — Conclusions.

La croissance relative de trois variants sexuels d'*Orchestia gammarella* — propodite (*Pgn2*) et carpopodite (*Cgn2*) du deuxième gnathopode, méropodite (*Mp7*) du septième péréiopode — a été étudiée en utilisant les techniques de la biométrie classique. Avec la description des faits, j'ai exposé les interprétations que permet d'en donner la signification même de la relation d'allométrie, développée notamment par TEISSIER. Les croissances relatives de divers Crustacés étudiés jusqu'ici ne montrent, à ma connaissance, aucune différence importante avec celle de *Maia*, résumée au début de ce chapitre. Par contre, la croissance d'*Orchestia gammarella* présente des modalités originales que je vais m'efforcer maintenant de dégager.

Avant la mue de première différenciation morphologique externe du sexe (mue d'apparition des apophyses génitales chez les mâles, des oostégites chez les femelles), c'est-à-dire durant « l'étape indifférenciée », la croissance de chacun des articles ne présente pas de différences sexuelles et obéit à une relation d'allométrie. Sur les graphiques logarithmiques, les courbes se rapportant aux femelles sont simples : celle traduisant la croissance du

Cgn2 ne comporte aucun accident ; sur celle du *Pgn2*, un point anguleux marque la mue de première différenciation du sexe ; enfin, la courbe figurative de la croissance du *Mp7* présente une faible discontinuité correspondant à la mue de puberté. Par contre, les courbes traduisant la croissance relative des variants sexuels chez les mâles sont complexes. Après la mue de première différenciation du sexe, elles comprennent chacune deux tronçons de droites d'allométrie, séparés par une importante discontinuité. Pour *Pgn2* et *Cgn2*, le premier tronçon se raccorde à la droite représentative de l'étape indifférenciée par un point anguleux ; pour *Mp7*, aucun accident ne marque la mue d'apparition des apophyses génitales.

La croissance des variants sexuels chez les mâles d'*Orchestia gammarella* comporte donc, comme celle des appendices des *Maia*, trois étapes d'allométrie, représentées par trois tronçons de droites, les deux premiers se raccordant par un point anguleux (excepté pour *Mp7*), tandis qu'une discontinuité sépare les deux derniers.

Les discontinuités de la croissance chez *Orchestia gammarella* sont d'une ampleur exceptionnelle. En effet, alors que le passage d'une loi d'allométrie à la suivante se fait en une mue chez *Maia*, il nécessite 4 mues en ce qui concerne le *Pgn2* et le *Cgn2* et 5 ou 6 mues en ce qui concerne le *Mp7*. J'ai appelé les discontinuités simultanées de la croissance du *Pgn2* et du *Cgn2* : étape intermédiaire ; elle sépare l'étape juvénile de l'étape postpubérale.

Chez *Maia*, la discontinuité correspond à la dernière mue ou mue de puberté, et le troisième tronçon de la courbe représente une allométrie de taille. Il en est tout autrement chez *Orchestia gammarella* : le deuxième gnathopode acquiert la forme adulte à la dernière mue de l'étape intermédiaire, qui peut être considérée comme la mue de puberté puisqu'elle rend possible l'accouplement ; ensuite, durant l'étape postpubérale, le mâle est susceptible de muer encore une dizaine de fois. Il convient de souligner que la maturité génitale est atteinte bien avant la fin de l'étape intermédiaire puisque les gonades de mâles appartenant à l'étape juvénile contiennent déjà des spermatozoïdes. Chez les Oxyrhynques, les mâles semblent également acquérir la maturité génitale avant la mue de puberté.

Les discontinuités de la croissance des divers appendices sont simultanées chez les *Maia*. Chez les *Orchestia gammarella*, au contraire, la croissance du *Mp7* présente une discontinuité qui débute lorsque celles du *Pgn2* et du *Cgn2* sont terminées. Cette discontinuité, qui comporte 5 mues, se situe dans l'étape postpubérale ; il lui fait suite une étape post-postpubérale durant laquelle les mâles muent encore deux fois. L'allométrie s'explique, comme l'a souligné TEISSIER, par l'inégale sensibilité de deux articles au même ensemble de facteurs généraux de la croissance ; la dispersion des points représentatifs des étapes de discontinuité indique l'intervention d'un facteur qui agit électivement sur la croissance du variant sexuel et le fait passer d'un état à un nouvel état d'équilibre. Les discontinuités sont simultanées pour les variants sexuels présentant le même seuil de sensibilité à ce

facteur ; c'est le cas des étapes intermédiaires de la croissance du *Pgn2* et du *Cgn2*. Par contre, si des variants ont des seuils de sensibilité différents, les discontinuités sont décalées. En effet, le facteur est d'abord mobilisé par l'article possédant le seuil inférieur et il ne peut atteindre dans le sang une concentration correspondant au seuil supérieur que lorsqu'il a cessé d'agir sur cet article. Ainsi s'explique probablement que la discontinuité de la croissance du *Mp7* débute après la fin de celle du deuxième gnathopode.

Nous montrerons, dans la deuxième partie de ce travail, que la forme mâle des caractères sexuels secondaires d'*Orchestia gammarella* est déterminée par l'action d'une « glande androgène ». Il est tout à fait justifié de penser que le facteur dont l'action élective sur la croissance des variants sexuels déclenche les étapes de discontinuité est l'hormone élaborée par cette glande ; c'est d'ailleurs au cours de ces étapes que les articles acquièrent la morphologie mâle. Les points anguleux, simultanés, des courbes du *Pgn2* et du *Cgn2*, qui marquent la mue de première différenciation morphologique du sexe, traduisent la variation de la sensibilité du deuxième gnathopode aux facteurs généraux de la croissance ; on peut admettre que cette variation est une conséquence de l'apparition de « l'hormone androgène » dans le sang. Les résultats des expériences endocrinologiques qui feront l'objet de la troisième partie confirment à peu près entièrement ces interprétations physiologiques de la croissance basée sur la notion même d'allométrie.

Pour terminer, soulignons que le raccourcissement du *Cgn2* durant l'étape intermédiaire constitue le premier exemple de diminution en valeur absolue de la longueur d'un article au cours du développement post-embryonnaire d'un Crustacé. L'accroissement du *Pgn2*, corrélatif du raccourcissement du *Cgn2*, est lui-même d'une importance assez exceptionnelle.

En conclusion, la croissance relative des variants sexuels d'*Orchestia gammarella* se distingue surtout par l'importance de ses discontinuités, qui correspondent à plusieurs intermues au cours desquels se constitue la morphologie mâle des appendices et par le fait que certaine de ces discontinuités débute après la fin des autres. Ces modalités particulières font nettement apparaître l'intervention de deux déterminismes au cours de cette croissance, que nous nous sommes efforcée d'interpréter.

CHAPITRE II

ACTION DES FACTEURS EXTERNES SUR LA CROISSANCE DES VARIANTS SEXUELS. RACES LOCALES

Les courbes de croissance relative des variants sexuels mâles chez *O. gammarella*, établies au chapitre I, à partir de mensurations faites sur des mâles récoltés à Locquémeau en août 1947, varient-elles avec les conditions externes : saison, biotope ? Existe-t-il des différences génétiques entre les populations des différentes stations ? J'ai employé deux méthodes pour aborder ces problèmes : la comparaison de diverses récoltes et les élevages.

Des récoltes ont été effectuées en deux saisons dans chacune des stations suivantes : Locquémeau, pointe de Blosson, bord de la Penzé. La station de la pointe de Blosson et celle de Locquémeau sont tout à fait comparables : plage de galets avec cordons d'algues en abondance. Par contre, le bord de la Penzé — rivière saumâtre subissant les marées — est vaseux ; les quelques maigres paquets d'algues rejetés présentent rarement un état de décomposition convenant aux *Orchestia*. Ces dernières se tiennent en général sous les pierres, à la limite des marées, et se nourrissent de débris de végétaux terrestres. Pour savoir si ces conditions, apparemment mauvaises influent sur la croissance des variants sexuels, j'ai élevé des mâles issus de parents récoltés au bord de la Penzé avec des algues en abondance.

Dans l'exposé de mes résultats, je désignerai les stations simplement par les noms de : Locquémeau, Blosson, Penzé. J'emploierai quelquefois, pour alléger le texte, un tour elliptique comme par exemple : courbe de Blosson, pour désigner la courbe de croissance d'un variant sexuel chez les individus récoltés à la pointe de Blosson.

I. — Variation saisonnière de la croissance des variants sexuels chez les mâles.

Pour étudier l'influence de la saison sur la croissance de la population d'une station, il faut d'abord s'assurer que les courbes représentatives de la croissance, en une saison donnée, ne varient pas d'année en année. Il était

naturel de comparer les courbes représentatives de la récolte faite à Locquémeau en août 1947 et étudiées en détail dans le chapitre I avec celles relatives à une nouvelle récolte estivale prélevée au même endroit. Malheureusement, la seconde récolte faite à Locquémeau, en août 1948, ne comportait que des mâles de l'étape postpubérale (les algues ayant été enlevées de la plage, les *O. gammarella* s'étaient réfugiées sous les pierres, et dans ces conditions on ne peut récolter que de grands individus). Les courbes de l'étape postpubérale se superposent exactement pour les deux récoltes estivales faites à Locquémeau (voir p. 479). J'ai pu vérifier la constance, d'une année à l'autre, des courbes traduisant la croissance des mâles récoltés en un même lieu, au cours d'une même saison, grâce aux récoltes faites à la pointe de Blosson. En effet, les animaux ayant servi à l'étude de la régénération et du déterminisme des caractères sexuels ont été exclusivement récoltés à la pointe de Blosson. J'ai pratiqué de nombreuses mesures sur ces *Orchestia*. Les points représentatifs des mâles récoltés en été se placent toujours sur la courbe d'été et les points représentatifs des mâles récoltés au printemps se placent sur la courbe du printemps. Enfin, la cohérence des résultats obtenus par l'étude comparée des diverses récoltes élimine la possibilité d'une variation indéterminée des courbes de croissance au sein d'une population.

Voici les récoltes comparées pour étudier l'influence de la saison :

— pointe de Blosson : une récolte faite en août 1948 et une autre faite en mars 1948 :

— bord de la Penzé (près de la pile ouest du pont du chemin de fer) : une récolte faite en août 1948 et une autre faite en novembre 1952.

Les coefficients d'allométrie ont été calculés pour *Pgn2* et *Cgn2*. Pour *Mp7*, je me suis contentée d'une détermination graphique de la pente de la droite d'allométrie.

Les méthodes de comparaison des coefficients d'allométrie ont été exposées au chapitre précédent (voir p. 440). D'autre part, j'ai eu souvent recours à la superposition des graphiques représentatifs des diverses récoltes. La reproduction de cette superposition n'a pas été faite, car elle donnerait des graphiques trop surchargés, mais j'ai figuré sur chacun d'eux, en pointillé, les courbes représentatives de la croissance des variants sexuels chez les mâles de Locquémeau (août 1947) ; ce repère commun permet une appréciation rapide des différences entre les courbes représentatives des différentes récoltes.

1. — COMPARAISON DES RÉCOLTES FAITES À BLOSSON, EN AOÛT ET MARS.

Les constantes biométriques sont données dans les tableaux ci-après ; les points représentatifs des deux récoltes sont portés sur les graphiques 5 et 6.

TABLEAU VI. — MALES DE BLOSCON, AOUT 1948.

		ÉTAPE JUVÉNILE.	ÉTAPE INTERMÉDIAIRE.	ÉTAPE POSTPUBÉRALE.
<i>Pgn2</i>	α	$1,324 \pm 0,080$	$3,48 \pm 0,20$	$1,334 \pm 0,019$
	<i>B</i>	$-0,3485 \pm 0,0080$	$-0,276 \pm 0,011$	$-0,0140 \pm 0,0075$
	<i>r</i>	0,962	0,936	0,992
	<i>N</i>	20	39	47
<i>Cgn2</i>	α	$0,748 \pm 0,092$	$-1,95$	$0,812 \pm 0,036$
	<i>B</i>	$-0,3012 \pm 0,0084$	$-0,371$	$-0,756 \pm 0,011$
	<i>r</i>	0,836		0,954
	<i>N</i>	20	39	47
<i>Mp7</i>	α		0,95	2,2

TABLEAU VII. — MALES DE BLOSCON, MARS 1948.

		ÉTAPE JUVÉNILE.	ÉTAPE INTERMÉDIAIRE.	ÉTAPE POSTPUBÉRALE.
<i>Pgn2</i>	α	$1,271 \pm 0,095$	3,17	$1,273 \pm 0,036$
	<i>B</i>	$-0,3637 \pm 0,0052$	$-0,347$	$-0,007 \pm 0,012$
	<i>r</i>	0,951		0,988
	<i>N</i>	17	28	30
<i>Cgn2</i>	α	$0,622 \pm 0,087$	$-1,45$	$0,814 \pm 0,071$
	<i>B</i>	$-0,3067 \pm 0,0050$	$-0,2628$	$-0,765 \pm 0,025$
	<i>r</i>	0,821		0,880
	<i>N</i>	17	28	30
<i>Mp7</i>			0,95	2,2

Croissance de Pgn2. — Pour chacune des récoltes, on voit immédiatement que la droite de l'étape juvénile et celle de l'étape postpubérale ont des pentes qui ne sont pas significativement différentes. Nous retrouvons le résultat déjà mis en évidence pour la population de Locquémeau : les croissances juvénile et postpubérale de *Pgn2* sont parallèles.

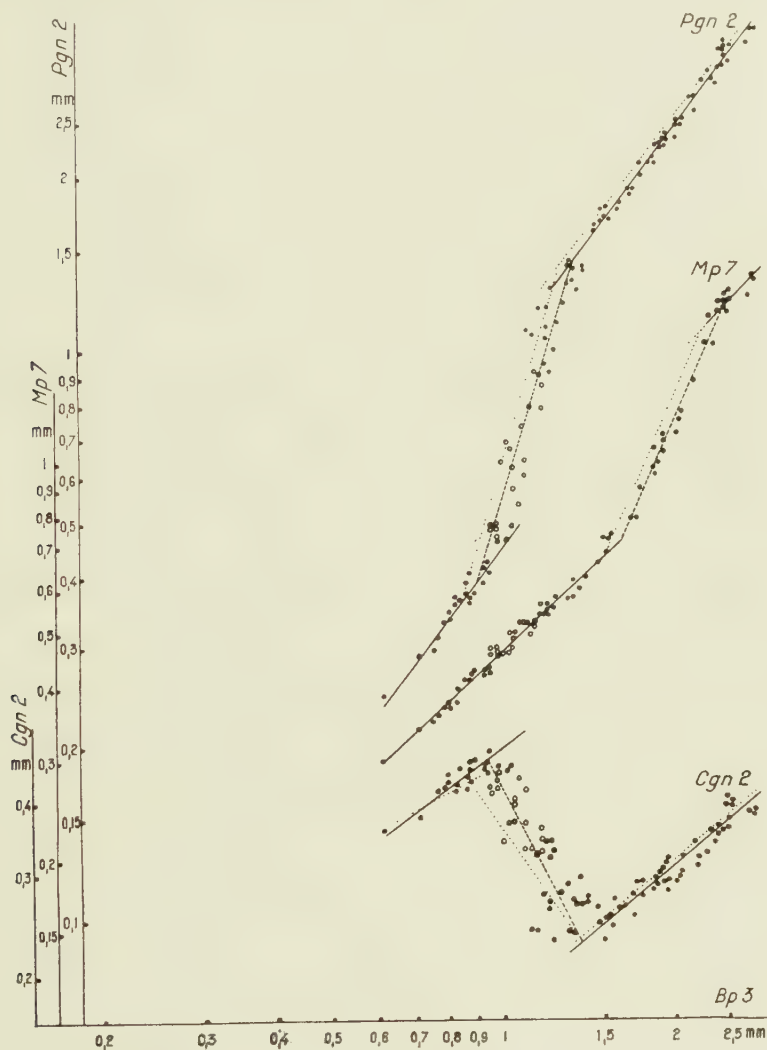
Comparons maintenant les pentes correspondant aux étapes postpubérales des deux populations, ces pentes étant définies avec plus de précision que celles de l'étape juvénile. Leur différence est : $0,061 \pm 0,040$; elle n'est pas significative. En superposant les graphiques, on constate que les deux droites se superposent presque exactement ; cependant les points relatifs à la récolte de mars ont une légère tendance à se situer au-dessous des points relatifs à la population d'août. La méthode de REEVE appliquée à la comparaison de la position de ces deux distributions donne une valeur de *P* un peu inférieure à 0,001, c'est-à-dire une différence de position hautement significative. Ce résultat, à mon avis, ne traduit pas la réalité des faits.

Comme l'étape postpubérale, l'étape juvénile ne présente pas, d'une récolte à l'autre, de variation significative de la valeur de α .

Les pentes des droites représentatives de la croissance moyenne durant l'étape intermédiaire ne diffèrent pas significativement ($3,48 \pm 0,20$ et 3,17). La superposition des

graphiques montre que le nuage de points relatif à la récolte de mars est nettement décalé à droite par rapport à celui relatif à la récolte d'août. Les nuages ont néanmoins une zone commune.

Croissance de Cgn2. — Dans chacune des récoltes, la pente de la droite de l'étape juvénile ne diffère pas significativement de celle de l'étape postpubérale. Nous avons



Graphique 5. — *Orchestia gammarella* mâles, récoltés à la pointe de Blosson, en août 1948. Croissance des variants sexuels. En pointillé : courbes de croissance des mâles de Locquémeau (graphique 2) ; mêmes signes que pour le graphique 2.

en effet, pour la récolte de mars, où les valeurs calculées des α sont les plus éloignées l'une de l'autre, une différence de $0,19 \pm 0,11$.

D'autre part, on voit tout de suite que ces pentes ne diffèrent pas non plus d'une récolte à l'autre. La comparaison des graphiques montre une superposition sensiblement exacte des droites représentatives de l'étape postpubérale des deux récoltes ; la super-

position est moins exacte pour l'étape juvénile, mais il n'y a pas de différence significative de pentes.

Dans l'étape intermédiaire existe, comme pour *Pgn2*, un décalage à droite du nuage de points de mars par rapport à celui d'août

Croissance de Mp7. — Les valeurs de x sont les mêmes pour les deux populations. La



Graphique 6. — *Orchestia gammarella* mâles récoltés à la pointe de Blosson, en mars 1948. Mêmes indications que pour le graphique 5.

comparaison des graphiques 5 et 6 montre une superposition exacte des étapes juvéniles-intermédiaires des deux récoltes. Par contre, dans l'étape postpubérale, les points de mars sont décalés à droite par rapport à ceux d'août.

Quelques points de la récolte d'août correspondent à l'étape post-postpubérale. Par contre, aucun des points représentatifs de la récolte de mars n'appartient à cette

étape. Mais de tels points, s'ils existaient, correspondraient à des mâles de taille supérieure aux tailles maxima de la population de Blosson. Les mâles dont le développement s'effectue en hiver meurent donc avant de pouvoir atteindre l'étape post-postpubérale.

En résumé, les croissances de *Pgn2* et *Cgn2* en mars diffèrent essentiellement de celles d'été par un décalage à droite des points représentatifs de l'étape intermédiaire. D'autre part, la droite représentative de l'étape postpubérale de la croissance de *Pgn2* pour la récolte de mars est très légèrement au-dessous de la droite homologue pour la récolte d'été.

La croissance de *Mp7* en mars diffère de celle d'été uniquement par un décalage à droite des points représentatifs de l'étape postpubérale.

Quelle est la cause du décalage, d'une récolte à l'autre, des étapes intermédiaires de la croissance de *Pgn2* et *Cgn2*? Si nous comparons les étapes juvéniles des deux récoltes, nous constatons que les derniers points de mars ont des abscisses plus élevées que ceux d'août. Le départ de l'étape intermédiaire se faisant pour des tailles plus élevées dans la récolte de mars, les points de l'étape intermédiaire de cette récolte restent décalés à droite par rapport à ceux de la récolte d'août. Cette constatation renforce nos conclusions précédentes (chapitre I) sur l'étape intermédiaire : *il n'existe pas, durant cette étape, de relation obligatoire entre les dimensions de Pgn2 et celles de Bp3*. Par contre, la relation d'allométrie de l'étape postpubérale est identique pour les deux récoltes.

Pourquoi l'étape juvénile de mars se termine-t-elle à une abscisse plus élevée que celle d'août? L'examen du tableau XIII en donne immédiatement la raison. Dans ce tableau sont portées les dimensions limites des individus de même rang de mue. Le nombre d'individus, souvent faible, ne donne à ces limites qu'une valeur indicative (tous les individus juvéniles mesurés n'ont pu servir à établir ce tableau, l'ordre de mue n'ayant pu être déterminé pour certains). Ce tableau fait apparaître immédiatement que :

— d'une part, l'étape juvénile de mars comporte le même nombre de mues que celle d'août (quatre) ;

— d'autre part, le coefficient de croissance à la mue est plus grand en mars qu'en août (les résultats quantitatifs sont donnés ci-dessous).

Le décalage, d'une récolte à l'autre, de l'étape postpubérale de la croissance de *Mp7* est également dû au coefficient de croissance à la mue plus élevé en hiver qu'en été. Ce décalage confirme que, durant l'étape postpubérale de la croissance de *Mp7* comme durant l'étape intermédiaire de la croissance de *Pgn2* et *Cgn2*, la longueur du variant sexuel n'est pas reliée à la longueur de référence par une loi d'allométrie.

Variations du coefficient de croissance à la mue. — Une valeur approximative du coefficient de croissance à la mue peut être obtenue à partir du tableau XIII en calculant le rapport des plus petites ou des plus grandes valeurs présentées par *Bp3* lors de deux mues consécutives. La distribution des dimensions de *Bp3* lors d'une mue de rang donné n'est

pas normale ; aussi la comparaison des moyennes ne s'impose pas. Nous obtenons les valeurs suivantes pour le coefficient de croissance à la mue (c'est-à-dire le rapport des longueurs de *Bp3* après et avant la mue) dans la population de Bloscon :

	HUITIÈME MUE.	NEUVIÈME MUE.
Mars	1,20	1,13
Août	1,11	1,08

Les élevages donnent des résultats similaires. En élevage, à 24°, j'ai obtenu à la neuvième mue des valeurs variant de 1,07 à 1,12. A 13°, j'ai obtenu des valeurs voisines de celles calculées pour la récolte de mars. Le coefficient de croissance à la mue varie donc avec le rang de la mue, tout au moins pour les premières mues (nous avons vu au chapitre premier que ce coefficient au cours de l'étape postpubérale devient constamment égal à 1,08). Pour une mue de rang déterminé, le coefficient de croissance est plus élevé à 13° qu'à 23°. Ceci s'explique certainement par la durée de l'intermue, plus longue à 13° qu'à 23°. Notons néanmoins qu'aux températures très basses : 4 ou 5°, les *O. gammarella* se nourrissent peu et que l'accroissement à la mue est alors très faible.

2. — COMPARAISON DES RÉCOLTES FAITES AU BORD DE LA PENZÉ EN SEPTEMBRE ET NOVEMBRE.

Deux récoltes ont été faites au bord de la Penzé, l'une en septembre, l'autre fin novembre. Elles comportent peu de petits individus, qui sont très difficiles à récolter dans ce biotope. Les points représentatifs de ces deux récoltes sont portés sur les graphiques 7 et 8 ; les constantes biométriques sont données dans les tableaux VIII et IX.

Croissance de Pgn2. — L'étape juvénile dans les deux récoltes est représentée par trop peu de points pour que le calcul de α ait un sens. Nous avons constaté pour les populations de Bloscon et Locquémeau que la constante d'équilibre de l'étape juvénile est égale à celle de l'étape postpubérale. Il en est donc très probablement de même pour les *Orchestia* de Penzé. D'ailleurs, si on superpose les graphiques, les points représentatifs de l'étape juvénile des deux populations de Penzé apparaissent groupés autour d'une droite, parallèle à celle de l'étape postpubérale.

La différence des pentes pour l'étape postpubérale dans les deux récoltes est : $0,037 \pm 0,099$; elle n'est donc pas significative. La superposition des graphiques montre que les nuages de points se chevauchent, mais que les points relatifs à la récolte de novembre ont une tendance à se placer au-dessous de ceux relatifs à la récolte de septembre.

Pour l'étape intermédiaire, les points de la population de novembre sont décalés à droite par rapport à ceux de septembre, avec toutefois une zone commune. Nous retrouvons le phénomène déjà observé lors de la comparaison des récoltes de Bloscon, et l'examen du tableau XIII nous montre qu'il a les mêmes causes. Dans les deux récoltes faites au bord de la Penzé, l'étape juvénile se termine à la septième ou huitième mue : les mâles de novembre ont alors atteint une taille supérieure à ceux de septembre

Croissance de Cgn2. — L'étape juvénile dans les deux récoltes comporte trop peu de points pour qu'il soit possible de calculer ou ajuster une droite d'allométrie.

Les comparaisons statistique et graphique montrent qu'il n'y a pas de différence entre les droites de l'étape postpubérale des deux populations.



Graphique 7. — *Orchestia gammarella* mâles récoltés au bord de la Penzé, en septembre 1948. Mêmes indications que pour le graphique 5.

Les points de l'étape intermédiaire de la récolte de novembre sont un peu décalés à droite par rapport à ceux de la récolte de septembre, avec une zone commune.

Croissance de Mp7. — La superposition graphique montre immédiatement que la croissance de *Mp7* est identique dans les deux récoltes pendant l'étape juvénile-intermédiaire. Les points de l'étape postpubérale sont très dispersés et peu nombreux pour chacune des récoltes; ceux de novembre sont plus à droite que ceux de septembre,

avec, toutefois, une zone commune. Cet écart est également dû à la différence du coefficient de croissance à la mue.



Graphique 8. — *Orchestia gammarella* mâles, récoltés au bord de la Penzé, en novembre 1952. Mêmes indications que pour le graphique 5.

Les deux récoltes de Penzé, faites à des saisons différentes, confirment donc les résultats déjà obtenus avec les récoltes de Blosson.

TABLEAU VIII. — MALES DE PENZÉ, 19 SEPTEMBRE 1948.

	ÉTAPE JUVÉNILE.	ÉTAPE INTERMÉDIAIRE.	ÉTAPE POSTPUBÉRALE.
$Pgn2 \left\{ \begin{array}{l} \alpha \\ B \\ r \\ N \end{array} \right.$	Trop peu de points. 11	3,22 0,016 21	$1,292 \pm 0,080$ $0,044 \pm 0,015$ 0,952 22
$Cgn2 \left\{ \begin{array}{l} \alpha \\ B \\ r \\ N \end{array} \right.$	Trop peu de points. 11	Points trop dispersés. 21	$0,77 \pm 0,11$ $-0,740 \pm 0,021$ 0,743 22
$Mp7$		0,95	Trop peu de points.

TABLEAU IX. — MALES DE PENZÉ, 21 NOVEMBRE 1952.

	ÉTAPE JUVÉNILE.	ÉTAPE INTERMÉDIAIRE.	ÉTAPE POSTPUBÉRALE.
$Pgn2 \left\{ \begin{array}{l} \alpha \\ B \\ r \\ N \end{array} \right.$	Trop peu de points. 6	3,47 — 0,041 20	$1,255 \pm 0,060$ $0,036 \pm 0,013$ 0,972 26
$Cgn2 \left\{ \begin{array}{l} \alpha \\ B \\ r \\ N \end{array} \right.$	Trop peu de points. 6	Trop peu de points.	$0,73 \pm 0,08$ $-0,754 \pm 0,018$ 0,823 26
$Mp7$		0,95	

3. — COMPARAISON DE DEUX RÉCOLTES FAITES A LOCQUÉMEAU EN AOÛT.

Le tableau X donne les résultats concernant une deuxième récolte faite à Locquémeau en août 1948. Elle ne comprend que des mâles appartenant à l'étape postpubérale. Dans le tableau XI sont rappelées les constantes biométriques de la récolte faite à Locquémeau en août 1947.

Pour *Pgn2*, la différence entre les valeurs de α relatives aux deux récoltes est $0,036 \pm 0,029$; elle n'est pas significative. La superposition des graphiques montre qu'il n'y a pas de différence sensible de position entre les droites représentatives de l'étape postpubérale des deux récoltes. Cependant, la méthode de REEVE donne une possibilité de différence entre les positions des deux droites (la probabilité calculée étant sensiblement égale à 0,01).

Pour *Cgn2*, les valeurs de α sont les mêmes, leur différence étant nulle avec une

TABLEAU X. — RÉCOLTE A LOCQUÉMEAU, AOUT 1948.

		ÉTAPE POSTPUBÉRALE.
$Pgn2$	α	$1,317 \pm 0,025$
	B	$0,0241 \pm 0,0063$
	r	0,993
	N	44
$Cgn2$	α	$0,837 \pm 0,045$
	B	$-0,770 \pm 0,012$
	r	0,933
	N	44
$Mp7$		2,2

TABLEAU XI. — MALES DE LOCQUÉMEAU, AOUT 1947.

		ÉTAPE JUVÉNILE.	ÉTAPE INTERMÉDIAIRE.	ÉTAPE POSTPUBÉRALE.
$Pgn2$	α	$1,306 \pm 0,050$	$3,37 \pm 0,13$	$1,281 \pm 0,018$
	B	$-0,3439 \pm 0,0063$	$-0,204 \pm 0,002$	$0,0163 \pm 0,0050$
	r	0,970	0,928	0,991
	N	40	95	92
$Cgn2$	α	$0,516 \pm 0,038$	$-1,53 \pm 0,06$	$0,837 \pm 0,027$
	B	$-0,332 \pm 0,005$	$-0,443 \pm 0,007$	$-0,7572 \pm 0,0080$
	r	0,863	-0,928	0,953
	N	40	95	92
$Mp7$	α	$0,950 \pm 0,014$		2,2
	B	$-0,332 \pm 0,001$		
	r	0,987		
	N	126		

erreur : $\pm 0,05$. Les deux nuages de points se superposent. Il n'y a pas de différence de position entre les droites.

Les nuages de points représentatifs de la croissance postpubérale de $Mp7$ dans les deux récoltes se superposent. Nous pouvions nous attendre à ce résultat : les deux récoltes ayant été faites en été, le coefficient de croissance à la mue est le même.

Nous n'avons que quelques points représentatifs de l'étape post-postpubérale ; mais ils se superposent à ceux d'août 1947.

Je n'ai pas reproduit le graphique concernant la récolte de Locquémeau d'août 1948, puisqu'il ne diffère pas de celui de la récolte d'août 1947.

4. — RÉSUMÉ DES RÉSULTATS.

Dans une population naturelle, les constantes d'équilibre des diverses étapes de croissance allométrique des variants sexuels ne sont pas modifiées

par les saisons (ces étapes sont : pour *Pgn2* et *Cgn2*, les étapes juvénile et postpubérale ; pour *Mp7*, l'étape juvénile-intermédiaire).

Les points représentatifs de l'étape intermédiaire de la croissance de *Pgn2* et *Cgn2* et de l'étape postpubérale de la croissance de *Mp7* subissent au printemps ou en automne un décalage important vers la droite par rapport à leur position en été, décalage dû à un coefficient de croissance à la mue durant l'étape juvénile plus élevé qu'en été. Ce décalage confirme que, durant ces étapes, les dimensions des variants sexuels ne sont pas reliées à la longueur de référence par une loi d'allométrie. Il est donc légitime, comme je l'ai fait au chapitre précédent, de considérer ces étapes comme des discontinuités dans la croissance allométrique des variants sexuels.

Pour être tout à fait précis, il faut signaler que le décalage subi par les points de l'étape intermédiaire de la croissance de *Pgn2* est accompagné d'un décalage de même sens, mais beaucoup plus faible, des points de l'étape postpubérale : la droite d'allométrie représentative de l'étape postpubérale de la croissance de *Pgn2* en hiver est parallèle à la droite relative à l'été mais légèrement en dessous.

II. — Croissance comparée des populations de Locquémeau, Bloscon et Penzé.

Nous savons maintenant que chaque population présente une variation saisonnière de la position de la discontinuité sur la courbe globale de chacun des variants sexuels. Pour faire une étude comparée de la croissance des trois populations, il faut donc avoir soin de comparer des récoltes faites en une même saison. Les récoltes comparées sont les suivantes : Locquémeau août 1947, Bloscon août 1948 et Penzé septembre 1948.

1. — COMPARAISON DES ÉTAPES DE CROISSANCE ALLOMÉTRIQUE.

L'examen du tableau XII montre que, pour chacune des étapes de croissance allométrique, les constantes d'équilibre ne diffèrent pas significativement d'une population à l'autre.

Il existe, par contre, des *différences de position* entre les droites d'allométrie relatives à une même étape, comme il est possible de l'observer sur les graphiques 5 et 7 (se rapportant respectivement aux populations de Bloscon et Penzé) grâce aux courbes relatives à la population de Locquémeau surajoutées en pointillé.

Les droites représentatives de l'étape juvénile de la croissance de *Pgn2* se superposent pour les populations de Bloscon et de Locquémeau ; par contre, les points relatifs à la population de Penzé se placent au-dessus de ces droites. Les droites représentatives de l'étape postpubérale de la croissance de *Pgn2* pour les trois populations sont parallèles et présentent entre elles de légères différences de position, la droite de

Penzé correspondant aux plus grandes dimensions relatives de *Pgn2* et celle de Blosson aux plus petites. Les trois nuages de points correspondants se chevauchent notablement. Cependant, la méthode de REEVE indique que ces distributions, prises deux à deux, présentent des différences de position hautement significatives ($P < 0,001$).

En ce qui concerne *Cgn2*, les positions des droites représentatives de l'étape juvénile pour les populations de Blosson et Locquémeau diffèrent peu ; par contre, les points relatifs à la population de Penzé se placent au-dessus de ces droites (ce déplacement est corrélatif et inverse de celui constaté pour *Pgn2*). Les droites représentatives de l'étape postpubérale de la croissance de *Cgn2* pour les trois populations se superposent à peu près.

Les droites représentatives de l'étape juvénile-intermédiaire de la croissance de *Mp7* se superposent exactement pour les populations de Blosson et Locquémeau ; par contre, la droite relative à la population de Penzé est située au-dessous des précédentes, c'est-à-dire que *Mp7* est relativement moins large chez les mâles de la population de Penzé que chez les mâles des populations de Blosson et Locquémeau. Enfin, on constate, d'après le graphique 5, que pour les populations de Locquémeau et Blosson les droites représentatives de la croissance de *Mp7* durant l'étape post-postpubérale se superposent. La croissance de *Mp7* des mâles de Penzé ne comporte pas l'étape post-postpubérale. L'examen du graphique 7 indique que cette étape correspondrait à des individus de taille supérieure à la taille maximum rencontrée dans la population qui vit au bord de la Penzé.

TABLEAU XII. COMPARAISON DES CONSTANTES D'ÉQUILIBRE DES ÉTAPES DE CROISSANCE ALLOMÉTRIQUE

pour les populations de Locquémeau (août 1947) (*L*), de Blosson (août 1948) (*B*), et de Penzé (septembre 1948) (*P*).

Les différences, étant toutes inférieures à deux fois leur σ , ne sont pas significatives.

	ÉTAPE INDIFFÉRENCIÉE (1).	ÉTAPE JUVÉNIILE.	ÉTAPE POSTPUBÉRALE.
<i>Pgn2</i> { <i>L</i> <i>B</i> <i>P</i>	$\left. \begin{array}{l} 0,814 \\ \\ 0,830 \end{array} \right\} 0,016 \pm 0,045$	$\left. \begin{array}{l} 1,306 \\ 1,324 \end{array} \right\} 0,018 \pm 0,082$	$\left. \begin{array}{l} 1,281 \\ 1,334 \\ 1,292 \end{array} \right\} \begin{array}{l} 0,053 \pm 0,026 \\ 0,042 \pm 0,083 \end{array}$
<i>Cgn2</i> { <i>L</i> <i>B</i> <i>P</i>	$\left. \begin{array}{l} 0,945 \\ \\ 0,837 \end{array} \right\} 0,108 \pm 0,062$	$\left. \begin{array}{l} 0,516 \\ 0,748 \end{array} \right\} 0,23 \pm 0,10$	$\left. \begin{array}{l} 0,837 \\ 0,812 \\ 0,77 \end{array} \right\} \begin{array}{l} 0,025 \pm 0,045 \\ 0,04 \pm 0,12 \end{array}$
<i>Mp7</i> { <i>L</i> <i>B</i> <i>P</i>	Étape juvénile-intermédiaire. $0,950 \pm 0,014$ 0,95 0,95		

(1) Voir page 486.

Enfin, la *taille maximum* atteinte par les adultes diffère d'une population à l'autre. Les plus grands mâles de Blosson ont une taille maximum sensiblement égale à celle des plus grands mâles de Locquémeau. Cette taille correspond à une valeur de *Bp3* égale à environ 2,7 mm. Les mâles de Penzé n'atteignent pas de telles tailles ; les plus grands mâles que j'ai pu récolter au bord de la Penzé ont un *Bp3* égal à 2,0 mm.

2. — COMPARAISON DES ÉTAPES DE DISCONTINUITÉ.

Nous considérerons principalement l'étape intermédiaire de la croissance de *Pgn2*. Les droites ajustées aux nuages de points des trois populations sont sensiblement parallèles. Les pentes sont en effet : 3,22 pour Penzé ; $3,37 \pm 0,13$ pour Locquémeau ; $3,48 \pm 0,20$ pour Blosson. Ces droites sont fortement décalées l'une par rapport à l'autre (comme on peut le constater sur les graphiques 5 et 7) dans l'ordre suivant vers les abscisses croissantes : Penzé, Blosson, Locquémeau. La droite de Locquémeau est plus près de celle de Blosson que de celle de Penzé. Si, par superposition graphique, on compare les nuages de points, ceux relatifs aux populations de Penzé et de Blosson sont contigus, mais sans zone commune.

Les décalages entre les nuages de points de l'étape intermédiaire des

TABEAU XIII. — ÉTAPE JUVÉNILE DE LA CROISSANCE DES MALES.

LOCQUÉMEAU (août 1947).			BLOSSON (août 1948).			BLOSSON (mars 1948).		
RANG DE LA MUE.	<i>Bp3</i>	<i>N</i>	RANG DE LA MUE.	<i>Bp3</i>	<i>N</i>	RANG DE LA MUE.	<i>Bp3</i>	<i>N</i>
5	0,63-0,64	4						
6	0,64-0,72	8	6	0,62	1	6		
7	0,73-0,83	12	7	0,71-0,81	6	7	0,76-0,91	6
8	0,83-0,88	7	8	0,83-0,89	9	8	0,91-0,97	5
			9	0,93-0,94	4	9	1,0 -1,15	6

PENZÉ (septembre 1948).			PENZÉ (novembre 1952).			PENZÉ (ÉLEVAGE).		
RANG DE LA MUE.	<i>Bp3</i>	<i>N</i>	RANG DE LA MUE.	<i>Bp3</i>	<i>N</i>	RANG DE LA MUE.	<i>Bp3</i>	<i>N</i>
5			5	0,64	1	5	0,64-0,66	2
6	0,60-0,69	4	6	0,72	1	6	0,69-0,76	5
7	0,69-0,74	3	7	0,72-0,81	3	7	0,78-0,87	5
8	0,78-0,83	3	8	0,91	1	8	0,89-1,0	3

N : nombre d'individus.

trois populations sont évidemment dus à la variation, d'une population à l'autre, de la taille moyenne des mâles qui abordent cette étape. L'examen des tableaux XIII et XIV permet de comprendre l'origine de ces différences

TABLEAU XIV — ÉTAPES ET MUES.

	ÉTAPE JUVÉNILE.	ÉTAPE INTERMÉDIAIRE.	ÉTAPE POSTPUBÉRALE.
Bloscon	5 ou 6 → 8 ou 9	9 ou 10 → 11 ou 12	12 ou 13
Locquémeau	5 ou 6 → 7 ou 8	8 ou 9 → 10 ou 11	11 ou 12
Penzé	5 ou 6 → 7 ou 8	8 ou 9 → 9 ou 10	11 ou 12
Penzé en élevage.	5 ou 6 → 7 ou 8	8 ou 9 → 10 ou 11	11 ou 12

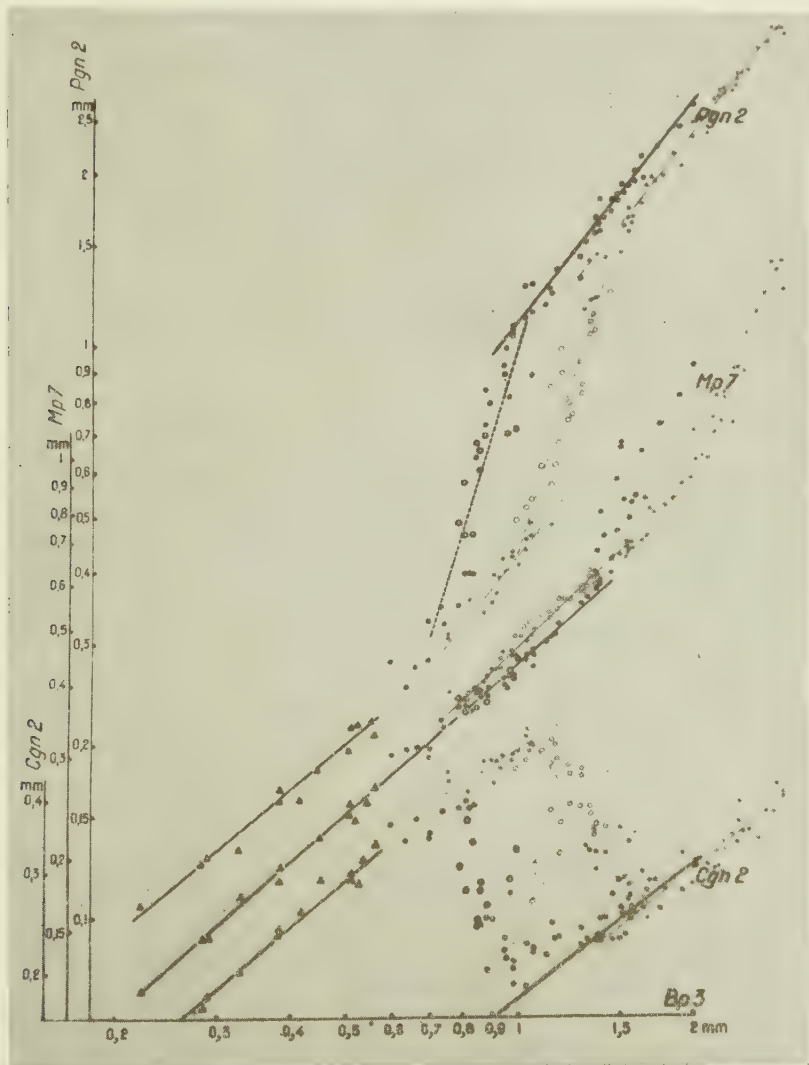
Les chiffres en italique indiquent les rangs de mue les plus fréquents.

de taille. Les mâles de la population de Penzé quittent l'étape juvénile après leur septième ou huitième mue ; leur longueur de référence est alors comprise entre 0,69 et 0,83 mm. Les mâles de Locquémeau quittent l'étape juvénile également après la septième ou huitième mue, mais leur longueur de référence est alors comprise entre 0,73 et 0,88 mm. Ces constatations indiquent que le coefficient de croissance à la mue durant l'étape juvénile est plus grand dans la population de Locquémeau que dans celle de Penzé. Les mâles de la population de Bloscon quittent l'étape juvénile après leur huitième ou neuvième mue, c'est-à-dire une mue plus tard que les mâles de Locquémeau et Penzé. Or, d'après le tableau XIII, il apparaît que le coefficient de croissance à la mue durant l'étape juvénile est sensiblement le même pour la population de Bloscon que pour celle de Locquémeau. C'est pourquoi la longueur de référence atteinte par les mâles juvéniles de la population de Bloscon est plus grande que celle atteinte par les mâles juvéniles de la population de Locquémeau ; elle est comprise entre 0,83 et 0,94 mm. Le retard d'une mue présenté par les mâles de Bloscon subsiste au cours de leur vie : ces mâles acquièrent un gnathopode de forme adulte, puis atteignent l'étape postpubérale une mue plus tard que les mâles de Locquémeau ou de Bloscon. Les biotopes de Locquémeau et de Bloscon se ressemblent beaucoup ; il est donc probable que ce retard d'une mue est un caractère génétique propre à la population de Bloscon. Par contre, le faible coefficient de croissance à la mue des mâles juvéniles de Penzé pourrait être dû à la pauvreté en algues du biotope. L'étude de cette question fera l'objet du paragraphe III.

Notons que les décalages entre les nuages de points représentatifs de l'étape postpubérale de la croissance de *Pgn2* pour les trois populations sont dans le même sens mais d'amplitude bien moindre que les décalages

entre les nuages représentatifs de l'étape intermédiaire ; nous reconnaissons un phénomène déjà souligné plus haut (voir p. 481).

Les autres étapes de discontinuité : l'étape intermédiaire de la croissance



Graphique 9. — *Orchestia gammarella* mâles, récoltés au bord de la Penzé en septembre 1948 (en noir) et à la pointe de Blosson en mars 1948 (en gris). Le graphique montre les différences de croissance des variants sexuels entre les deux récoltes.

de *Cgn2* et l'étape postpubérale de la croissance de *Mp7*, montrent, d'une population à l'autre, des décalages de leurs points représentatifs semblables à ceux décrits pour l'étape intermédiaire de la croissance de *Pgn2*. Soulignons que, pour la longueur relative de *Cgn2*, ces décalages conduisent à une variation inverse de celle de la longueur relative de *Pgn2* ; ainsi,

chez les mâles de Penzé, durant l'étape intermédiaire, la longueur de *Pgn2* est relativement plus grande, tandis que celle de *Cgn2* est relativement plus petite que dans les autres populations.

Sur le *graphique 9* sont portés les points relatifs aux deux récoltes qui présentent les plus grandes différences dans la croissance des variants sexuels : la récolte faite au bord de la Penzé en septembre (en noir) et la récolte effectuée à la pointe de Bloscou en mars (en gris). L'écart entre les nuages de points relatifs à l'étape intermédiaire de la croissance de *Pgn2* est tel que les derniers points appartenant à la population de Penzé et les premiers points appartenant à la population de Bloscou ont sensiblement la même abscisse. Dans ce cas extrême, les droites d'allométrie traduisant la croissance de *Pgn2* durant l'étape postpubérale pour les deux populations sont nettement décalées ; il en est de même en ce qui concerne l'étape juvénile-intermédiaire de la croissance de *Mp7*.

3. — CROISSANCE CHEZ LES INDIFFÉRENCIÉS.

Étant donné les différences constatées entre les croissances des mâles de Penzé et de Locquémeau, il était intéressant de comparer la croissance des variants sexuels des indifférenciés de Penzé avec celle des indifférenciés de Locquémeau. Je n'ai pu mesurer que 13 indifférenciés, les petits individus étant difficiles à récolter au bord de la Penzé. Le tableau XV permet de comparer immédiatement les constantes d'équilibre.

TABLEAU XV. — ÉTAPE INDIFFÉRENCIÉE.

	LOCQUÉMEAU (août 1947).	PENZÉ (août 1948).
$Pgn2 \left\{ \begin{array}{l} \alpha \\ B \\ r \\ N \end{array} \right.$	$0,814 \pm 0,018$ $- 0,450 \pm 0,008$ 0,988 52	$0,830 \pm 0,040$ $- 0,448 \pm 0,017$ 0,985 13
$Cgn2 \left\{ \begin{array}{l} \alpha \\ B \\ r \\ N \end{array} \right.$	$0,945 \pm 0,018$ $- 0,237 \pm 0,008$ 0,993 52	$0,837 \pm 0,060$ $- 0,285 \pm 0,025$ 0,965 13
<i>Mp7</i>	$0,862 \pm 0,025$	0,9

Pour *Pgn2*, la différence de pente entre les droites est : $0,016 \pm 0,045$; elle n'est pas significative. Les deux droites se superposent exactement.

Pour *Cgn2*, la différence entre les valeurs de α : $0,108 \pm 0,062$, n'est pas significative. Les deux droites se superposent également.

Ainsi les croissances relatives du deuxième gnathopode chez les indi-

vidus indifférenciés de Locquémeau et chez les individus indifférenciés de Penzé sont identiques.

En ce qui concerne la croissance relative de *Mp7*, les points relatifs aux indifférenciés de Penzé sont légèrement au-dessous de ceux relatifs aux indifférenciés de Locquémeau. Nous avons déjà fait la même constatation pour les mâles de l'étape juvénile-intermédiaire (p. 482) : pour une population donnée, la croissance de *Mp7* est représentée par une seule droite d'allométrie depuis la naissance jusqu'au début de l'étape post-pubérale ; la pente de cette droite ne varie pas d'une population à l'autre, mais sa position peut varier.

III. — Étude de l'action des facteurs externes au moyen d'élevages.

Comme nous l'avons déjà signalé, le biotope du bord de la Penzé est extrêmement pauvre en algues, alors que sur les plages de Blosson et Locquémeau les algues sont rejetées en abondance.

Les *O. gammarella* récoltées à la pointe de Blosson et élevées au laboratoire dans des conditions proches des conditions naturelles (voir p. 418) ne montrent pas de modifications de la croissance de leurs variants sexuels. De nombreuses mesures faites sur les mâles de ces élevages ont toujours donné des points qui se placent sur les courbes de croissance naturelle. (Plus exactement, les points représentatifs du *Pgn2* des mâles appartenant à l'étape intermédiaire se placent sur la bordure droite du nuage normal, ce qui signifie que le coefficient de croissance à la mue durant l'étape juvénile a, dans les élevages, une valeur légèrement supérieure à la valeur naturelle ; ce résultat indique que les conditions réalisées au laboratoire sont meilleures que les conditions naturelles).

Les *O. gammarella* récoltées au bord de la Penzé et élevées au laboratoire, donc dans des conditions de nourriture différentes de celles de leur biotope naturel, montrent-elles des modifications dans la croissance relative de leurs variants sexuels ?

En novembre 1952, une récolte d'*O. gammarella* est faite au bord de la Penzé. Une partie de cette récolte est sacrifiée pour établir les courbes de croissance précédemment décrites. L'autre partie est élevée au laboratoire, à une température de 20°, dans de bonnes conditions d'humidité, avec des algues en abondance. Les femelles ne tardent pas à pondre. En février et mars 1953, plusieurs portées sont séparées de l'élevage et groupées dans une même boîte. Des lots sont sacrifiés à des dates échelonnées afin d'obtenir des individus de toutes tailles ; 9 indifférenciés et 78 mâles sont mesurés. Les résultats de ces mesures sont portés sur le graphique 10. Les courbes de croissance des populations de Blosson août 1948 et de Penzé septembre 1948 sont également tracées sur ce graphique.

On remarque immédiatement que les points représentatifs de la croissance des individus de Penzé élevés au laboratoire se situent autour des

droites relatives à la population de Blosscon. Analysons l'influence de l'élevage sur la croissance relative des variants sexuels des mâles de Penzé.

Comme l'indique le tableau XIV et comme nous l'avons déjà souligné (p. 484), le passage d'une étape à la suivante chez les mâles de Penzé a lieu



Graphique 10. — *Orchestia gammarella* mâles élevés au laboratoire et issus de parents récoltés au bord de la Penzé. En trait plein, courbe de croissance des mâles de Blosscon, août 1948 ; en pointillé, courbes de croissance des mâles récoltés au bord de la Penzé en septembre 1948.

une mue plus tôt que chez les mâles de Blosscon. Même élevés dans des conditions proches du biotope de Blosscon, les mâles de Penzé gardent cette « précocité ». L'élevage ne modifie donc pas l'âge physiologique auquel se fait le passage d'une étape à la suivante.

L'élevage provoque, par contre, deux modifications de la croissance de *Pgn2* au cours de l'étape juvénile :

— d'une part, le coefficient de croissance à la mue est plus élevé en élevage que dans la nature ; en effet, l'étape juvénile se termine pour des valeurs de *Bp3* plus élevées en élevage (0,78 à 1 mm) que dans la nature (0,69 à 0,83 mm) ; d'après le tableau XIII, ce coefficient apparaît même plus élevé que celui des mâles juvéniles de la population de Bloscou ;

— d'autre part, les points représentatifs de l'étape juvénile sont groupés autour de la droite relative à la population de Bloscou, alors que les points homologues de la population naturelle se situent au-dessus de cette droite. Cela s'explique très probablement par le fait qu'en élevage les indifférenciés provenant de Penzé atteignent des tailles plus élevées que dans la nature et sensiblement égales aux tailles maxima des indifférenciés de Bloscou. Il apparaît ainsi que la position de la droite d'allométrie représentative de l'étape juvénile dépend de l'abscisse du point anguleux qui sépare les étapes indifférenciée et juvénile.

Les points représentatifs de l'étape intermédiaire de la croissance des mâles de Penzé élevés au laboratoire se superposent aux points homologues relatifs aux mâles de Bloscou ; ceci se comprend aisément, les derniers points de l'étape juvénile pour ces deux populations ayant des abscisses sensiblement égales. L'élevage provoque donc un important décalage vers la droite des points représentatifs de l'étape intermédiaire.

Les points représentatifs de l'étape postpubérale sont peu nombreux. La plupart sont sur la droite relative à la population de Bloscou, alors que les points homologues de la population naturelle sont au-dessus de cette droite ; cependant, quelques points se superposent aux points naturels. L'élevage semble donc provoquer une translation des points représentatifs de l'étape postpubérale homologue de celle subie par les points représentatifs de l'étape juvénile. Il serait nécessaire d'élever un plus grand nombre de mâles jusqu'à l'étape postpubérale de leur croissance pour obtenir un résultat plus probant.

Les mâles de Penzé atteignent en élevage des tailles supérieures à celles que l'on rencontre dans la nature ; ces dernières correspondent, en effet, à une longueur du *Bp3* d'environ 2 mm, alors qu'en élevage nous avons obtenu des individus dont le *Bp3* mesure 2,34 mm. Ces mâles ont d'ailleurs été sacrifiés, sinon ils auraient probablement atteint des tailles supérieures voisines des tailles maxima de la population de Bloscou (*Bp3* = 2,8 mm). Cette augmentation de la taille maximum s'explique évidemment par l'accroissement du coefficient de croissance à la mue des individus en élevage.

Nous exposerons rapidement les modifications de la croissance de *Cgn2* qui sont homologues à celles de la croissance de *Pgn2*. Pour l'étape juvénile, les points des mâles d'élevage se superposent à ceux de Bloscou (ou de Locquémeau), alors que les points de la population naturelle étaient au-dessous de ceux de Bloscou. Pour l'étape postpubérale, les points représentatifs des mâles d'élevage se superposent également à ceux de Bloscou, mais on sait qu'il en est de même pour les points relatifs aux mâles récoltés au bord de la Penzé.

Pour l'étape intermédiaire, nous constatons des modifications de la croissance corrélatives de celles décrites pour *Pgu2*. Les points représentatifs se répartissent autour de la droite de Blosson, c'est-à-dire qu'ils sont tout à fait à droite des points naturels.

Les points représentatifs de l'étape juvénile-intermédiaire de la croissance du *Mp7* des mâles élevés au laboratoire se superposent aux points naturels. Rappelons que ces derniers sont légèrement au-dessous des représentatifs de l'étape juvénile-intermédiaire de la croissance du *Mp7* des mâles de Blosson (voir p. 482). Ainsi l'élevage ne modifie pas la croissance relative du *Mp7* pendant l'étape juvénile-intermédiaire.

En résumé, les élevages montrent que le faible coefficient de croissance à la mue présenté par les mâles de Penzé est dû à la pauvreté du biotope en algues. Élevés avec des algues en abondance, les mâles issus de parents récoltés au bord de la Penzé montrent un coefficient de croissance à la mue supérieur au coefficient naturel et même un peu supérieur à celui des individus de Blosson et Locquéneau. Cette augmentation du coefficient de croissance à la mue entraîne notamment une importante translation des nuages de points représentatifs des étapes de discontinuité. L'élevage ne modifie pas le rang de la mue correspondant aux points critiques.

IV. — Conclusions.

La seule étude de la croissance comparée des variants sexuels dans diverses populations est celle de CHEVREIS (1937) concernant les secondes antennes de *Corophium volutator*. Cet auteur a mis en évidence des différences entre les croissances dans ces populations : « Ces différences portent soit sur l'âge d'apparition des stades critiques, soit sur les constantes caractéristiques de croissance relative de l'appendice étudié : ces variations peuvent aussi coexister. Elles n'empêchent cependant pas que tous les graphiques aient un aspect commun, avec les mêmes stades critiques, et manifestent des lois de croissance analogues... Ces différences ne dépendent pas de la nature du milieu. » Notons que l'auteur, n'ayant pas fait l'étude du nombre de mues, suppose que, de deux individus, le plus grand est forcément le plus âgé. Or ceci n'est vrai que si le coefficient de croissance à la mue ne varie pas. CHEVREIS admet que toutes les variations de la croissance traduisent l'existence de races locales d'une même espèce.

La croissance relative des variants sexuels d'*O. gammarella* présente des variations d'une population à l'autre, et, dans une même population, cette croissance varie également avec la saison. J'ai analysé l'origine de ces variations par les deux procédés suivants :

1. L'étude comparée, d'une part, de récoltes faites en même lieu à différentes saisons et, d'autre part, de récoltes faites à la même saison en des lieux différents.

2. L'élevage avec des algues en abondance de mâles issus de parents récoltés au bord de la Penzé, biotope pauvre en algues.

Voici les conclusions essentielles résultant de cette étude.

Le rang de la dernière mue de l'étape juvénile de la croissance du deuxième gnathopode (c'est-à-dire l'âge physiologique auquel intervient le facteur responsable de la croissance durant l'étape intermédiaire) peut varier d'une population à l'autre, mais apparaît caractéristique pour une population. Par contre, le coefficient de croissance à la mue durant l'étape juvénile varie avec la saison (plus grand au printemps ou à l'automne qu'en été) et avec l'abondance des algues. Le jeu de ces deux facteurs de variation de croissance : l'un d'origine probablement génétique (rang de mue), l'autre lié aux conditions externes (coefficient de croissance à la mue), provoque d'une récolte à l'autre un décalage des points représentatifs de l'étape intermédiaire qui peut être très important. Durant cette étape, la longueur du *Pgn2* et celle du *Cgn2* ne sont donc pas reliées à la longueur de référence par une loi d'allométrie. Les phénomènes sont les mêmes en ce qui concerne le *Mp7*. Ainsi notre étude confirme les résultats du chapitre I : durant les étapes de discontinuité, il n'existe pas de relation d'allométrie entre le variant sexuel et la longueur de référence.

Les droites d'allométrie peuvent présenter de légères variations de position d'une population à l'autre. Pour une même population, cette position peut varier avec les conditions externes lorsque la droite d'allométrie fait suite à un stade critique (point anguleux ou discontinuité). C'est pourquoi la position de la droite d'allométrie représentative de la croissance du *Mp7*, qui ne présente pas de stade critique, peut varier d'une population à l'autre, mais pour une population donnée est indépendante des facteurs externes.

Ainsi j'ai pu distinguer, dans les variations de la croissance des variants sexuels d'*O. gammarella*, celles dues aux conditions externes et celles indépendantes du milieu traduisant probablement l'existence de races locales.

Enfin notre étude souligne que, des deux paramètres qui définissent la loi d'allométrie, le plus important est α puisqu'il est invariable avec les populations et les conditions externes, et apparaît caractéristique de l'espèce.

CHAPITRE III

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET BIOMÉTRIQUE DE LA RÉGÉNÉRATION DU DEUXIÈME GNATHOPODE

I. — Introduction.

Il n'est pas question de faire ici un historique complet des travaux sur la régénération chez les Crustacés, lequel dépasserait le cadre de ce travail. Ces travaux ont été fort nombreux durant le premier quart de ce siècle, alors que s'affrontaient diverses théories du développement. Les bibliographies du sujet ne manquent pas ; citons celles de ABELOOS (1932), de NOUVEL (1936), de PAULIAN (1938), de NEEDHAM (dans ses diverses publications).

On sait, depuis RÉAUMUR (1712), que les Crustacés ont la faculté de régénérer les appendices amputés. Le régénérat apparaît habituellement à la mue postopératoire comme une miniature de l'appendice amputé.

Il existe des anomalies naturelles ou expérimentales de la régénération qui furent beaucoup étudiées parce qu'elles servirent à étayer diverses théories. Elles peuvent être classées en différents groupes :

— l'*homoxose* ou remplacement d'un appendice par un autre appendice caractéristique d'un autre segment du corps ; dans ses expériences classiques, HERBST (1895 à 1917) obtint chez les Crevettes le remplacement d'un œil par une antenne après amputation de l'œil et du ganglion optique ; récemment, NEEDHAM (1950) a amputé les deux premières paires de pléopodes chez 229 mâles d'*Asellus aquaticus* : il a obtenu, sur la base du pléopode I, le développement d'une patte thoracique chez deux opérés et d'un endopodite de pléopode II chez un individu ;

— la *régénération d'organes multiples* « définie par la production de plusieurs régénérats généralement semblables entre eux et semblables à l'organe qui a été extirpé ou lésé » (ABELOOS) ;

— la *régénération atavique* ou régénération d'un organe dans une forme phylogénétiquement ancestrale. GRAY (1897) édifia une théorie du *retour atavique* à l'appui de laquelle il citait les *régénérats hypotypiques* bien connus chez les Orthoptères. Chez certaines Écrevisses, la pince régénérée n'est pas normale et se rapproche de celle d'une espèce plus primitive. NEEDHAM, dans les expériences relatées plus haut, obtint chez 13 individus la « re-emergence » d'un endopodite sur la base du pléopode. Diverses théories continuent de s'affronter pour expliquer les anomalies de la régénération.

Parmi tous les travaux sur la régénération chez les Crustacés, un seul, à ma connaissance, mentionne le *remplacement d'un appendice de forme adulte par un appendice de forme jeune* ; c'est celui de NEEDHAM (1941), qui signale au cours de la régénération des pléopodes antérieurs d'*Asellus aquaticus* une « récapitulation accélérée de l'ontogenèse ».

Cependant, chez les Araignées, des observations montrent que les pattes régénèrent avec une forme plus juvénile que celle qu'elles présentaient au moment de l'amputation. GABRITCHEWSKY (1929) a observé que chez l'Araignée *Thomisium onustum* existent sur les pattes des poils très fins après la première mue. A la mue suivante, une partie de ces poils se transforme en crochets ; cette différenciation augmente après chaque mue. Les pattes régénérées passent par un stade juvénile, avec poils. Les crochets n'apparaissent qu'au cours de mues postérieures. BONNET (1930) a observé que, chez les Dolomèdes et les Tégénaires, « la patte régénérée, par sa taille, ses épines, ses griffes, ses poils et sa coloration, est celle d'un stade précédent ». L'auteur fait remarquer que cette patte peut rappeler la patte d'une espèce moins évoluée.

M. VACHON (1953), résumant ses observations sur la régénération chez les Araignées, affirme que celle-ci « n'est en sorte qu'une répétition modifiée, accélérée, de processus se déroulant à la fois au cours de la vie embryonnaire et de la vie postembryonnaire ». L'auteur a observé d'autre part que les articles d'un régénérat ne sont pas tous au même âge et « qu'il existe en fait, le long d'un régénérat, une suite d'articles ou de formations d'âge variable » (1954).

Il est fort probable que, si chez les Crustacés il n'a pas été signalé de régénération des appendices sous une forme jeune, c'est que la morphologie des appendices étudiés ne varie pas ou varie peu au cours du développement postembryonnaire. Le deuxième gnathopode des mâles d'*O. gammarella* présente, par contre, au cours de son développement d'importants changements de forme et sa croissance relative est complexe. C'est pourquoi il m'a paru intéressant de faire une étude morphologique et biométrique de la régénération de ce deuxième gnathopode.

II. — Étude morphologique de la régénération du deuxième gnathopode.

1. — LES PROCESSUS DE LA RÉGÉNÉRATION CHEZ LES CRUSTACÉS.

Avant d'aborder l'étude de la régénération du Gn2 chez *O. gammarella*, rappelons brièvement les processus de la régénération chez les Crustacés. Lorsqu'un appendice thoracique est amputé au plan d'autotomie ou de moindre résistance, sa régénération se fait par un bourgeon externe accrescent. Après l'amputation, le sang coagulé forme un bouchon protecteur à l'abri duquel l'épithélium rétablit sa continuité, puis s'accroît activement. La membrane cicatricielle tombe et un bourgeon apparaît à l'extérieur. Bientôt se forment des constrictiones qui annoncent les

articulations ; ensuite les muscles se constituent. A la mue postopératoire une patte miniature et fonctionnelle est libérée. NOUVEL (1936) a décrit soigneusement tous ces processus chez les Décapodes *Natantia*.

Il existe un autre mode de régénération dans lequel le bourgeon évolue dans le moignon à l'abri de la membrane cicatricielle. Si l'amputation est réalisée assez tôt avant la mue, l'exuviation libérera une patte miniature ; sinon on aura un bourgeon. Ce second mode de régénération, général chez les Arachnides et les Insectes, est très rare chez les Crustacés Décapodes. NOUVEL (1939 *a, b*), qui a recherché systématiquement ce mode de régénération chez les Décapodes, ne l'a rencontré que chez quelques espèces, notamment chez le *Natantia*, *Crangon crangon* et le *Reptantia*, *Scyllarus arctus*. Par contre j'ai pu observer que ce mode de régénération paraît général chez les Amphipodes.

2. — PROCESSUS DE LA RÉGÉNÉRATION CHEZ « ORCHESTIA GAMMARELLA ».

Orchestia gammarella s'est révélée un excellent matériel pour l'étude de la régénération. L'amputation des appendices n'entraîne aucune mortalité. L'intermue et par suite la régénération ne sont pas très longs : au plus vingt-cinq à trente jours chez les grands mâles.

Lorsqu'on tire sur un appendice thoracique, il se casse généralement entre le basipodite et l'ischiopodite. Cette articulation est appelée : « plan de moindre résistance ». Ce plan ne présente aucune disposition anatomique particulière, comparable à celle du plan d'autotomie chez les Décapodes. Notre étude ne porte que sur les régénérats obtenus à partir du plan de moindre résistance.

Grâce à la transparence du tégument et à l'aplatissement des appendices, il est possible d'observer au microscope, *in toto* et *in vivo*, avec une netteté remarquable, le régénérat qui se développe à l'intérieur du basis. Bien entendu, il faut monter le basis entre lame et lamelle, dans l'eau de mer, et l'on ne peut faire qu'une observation par appendice ; mais la simplicité des opérations permet de les multiplier. Tous les animaux utilisés pour l'étude de la régénération proviennent de la pointe de Blocon.

O. gammarella serait probablement un excellent matériel pour l'étude de certains problèmes de la régénération, comme celui des rapports entre les stades physiologiques de l'intermue et la régénération, chacun de ces deux phénomènes étant particulièrement facile à observer chez cette espèce.

Voici, rapidement décrits, les processus de la régénération que j'ai pu observer chez *O. gammarella*. Quelques heures après l'amputation, l'extrémité du basis est fermée par un bouchon de sang coagulé. L'activité régénératrice de l'épithélium débute peu après l'amputation, à moins que la sécrétion du tégument ne soit en cours ; on sait que cette sécrétion débute environ quatre jours avant la mue (étape D_2) et se termine au cours de

la période *C*, environ trois jours après la mue. Lorsque l'amputation survient durant la période d'activité sécrétrice de l'épithélium, la régénération ne débute que lorsque le tégument est achevé. L'épithélium rétablit d'abord sa continuité ; la section est refermée deux ou trois jours après l'amputation. Ensuite l'épithélium se décolle le long du bord antérieur du basis et ménage ainsi un espace libre entre lui et le tégument. Les fibres nerveuses des soies du bord antérieur du basis apparaissent tendues à travers cet espace. A l'extrémité distale du basis, l'épithélium prolifère bientôt et forme un sac qui grandit en même temps que le nerf qui en occupe l'axe. Ce bourgeon, rencontrant la plaque cicatricielle, se recourbe et s'insinue dans l'espace libre. Il est enveloppé par une membrane anhiste et extensible. On distingue bientôt les constrictiones qui formeront les articulations et, s'il s'agit du régénérat d'un gnathopode, le sillon subdistal qui sépare le futur dactylopodite du futur propodite. Tandis que le bourgeon continue à croître, les constrictiones s'accroissent et forment un pli circulaire. Dans le plan de la coupe optique, l'épithélium articulaire apparaît profondément invaginé dans l'article proximal pour former les apodèmes sur lesquels s'inséreront les muscles. La croissance du régénérat se poursuit jusqu'à l'étape *D*₂. L'épithélium du régénérat sécrète alors la couche préexuviale du tégument en même temps que l'épithélium des autres appendices. A la mue est libérée une patte ou une pince fonctionnelle qui grandira lors des mues suivantes.

Pour obtenir un régénérat fonctionnel à la mue postopératoire, il faut que l'amputation soit faite suffisamment tôt avant le début de l'étape *D*₂ ; chez un individu moyen, dont l'intermue est de vingt-deux jours, l'amputation doit avoir lieu au moins dix à douze jours avant la mue, c'est-à-dire au plus tard au début de l'étape *D*₀. Quand l'amputation est pratiquée après l'étape *D*₀, la musculature n'a pas le temps de s'édifier ; si les articulations s'étaient formées, elles sont effacées au moment de l'exuviation (en effet, si on appuie légèrement sur un basis contenant un régénérat encore dépourvu de musculature, on peut observer que les replis articulaires disparaissent sous la pression du sang). Donc, quand l'amputation intervient après l'étape *D*₀, à la mue postopératoire, le basis apparaît terminé par une voussure plus ou moins accentuée. Lorsque l'amputation a lieu pendant l'étape *D*₀, il arrive parfois que la mue libère un appendice mal formé et incapable de mouvement ; c'est parce que la différenciation de la musculature du régénérat n'a pas eu le temps de s'achever. Lorsque l'amputation intervient près du début de l'étape *D*₂, l'épithélium n'a que le temps de refermer la section. Si elle intervient pendant l'étape *D*₂, il n'y a aucune fermeture ; après la mue, il se forme un nouveau bouchon de sang. Il peut y avoir fermeture incomplète de la section avec un petit bouchon au centre.

A titre indicatif, voici la durée approximative des processus de la régénération chez des individus de taille moyenne (*Bp3* compris entre 1,5 et 2 mm) dont l'intermue est de vingt à vingt-deux jours. En deux jours, l'épithélium du basis rétablit sa continuité. Environ six jours après

l'amputation, les articles du régénérat sont individualisés. La musculature se forme alors. En douze jours environ, le régénérat est constitué.

La régénération des appendices des *O. gammarella* comporte « la loi du tout ou rien », c'est-à-dire qu'à la mue postopératoire on a soit une patte fonctionnelle, soit une simple voussure ; très rarement, on obtient une patte non fonctionnelle. Ceci s'explique par le fait que la musculature devient fonctionnelle en un temps très court et simultanément dans tous les articles du régénérat. NOUVEL appelle ce « moment précis de l'organogénèse où les fibrilles musculaires deviennent sidérophiles et manifestement striées, le seuil critique de différenciation du régénérat ».

3. — FORMES DES RÉGÉNÉRATS.

Nous ne considérerons que les cas où un régénérat fonctionnel est libéré à la mue postopératoire. Les amputations sont faites au plan de moindre résistance (articulation du basis avec l'ischipodite).

La morphologie du deuxième gnathopode chez les femelles ne change pas au cours de la croissance normale et reste semblable à celle du gnathopode des indifférenciés (voir p. 441). Le régénérat obtenu à la mue postopératoire présente la même morphologie qu'un gnathopode normal : il est seulement plus petit que le gnathopode non amputé.

Lorsque le deuxième gnathopode d'un mâle juvénile est amputé, il régénère avec une forme juvénile. Par contre, chez les mâles adultes, le régénérat du deuxième gnathopode présente des formes variées : juvénile, intermédiaire ou adulte. Je ne savais tout d'abord comment interpréter ces résultats, jusqu'au jour où l'observation du régénérat en formation dans le basipodite m'a révélé que *le régénérat se différencie toujours sous la forme juvénile*. Si l'étape D_2 survient au moment de l'achèvement du régénérat, à la mue postopératoire, celui-ci sera de forme juvénile. Par contre, s'il reste encore quelques jours avant l'étape D_2 , le régénérat nouvellement édifié évolue vers la forme adulte. Suivant le temps dont il aura disposé, le régénérat apparaîtra à la mue avec une forme intermédiaire ou une forme adulte.

Il faut douze jours environ pour que se constitue un régénérat de forme juvénile. Comme la régénération débute au plus tôt le quatrième jour de l'intermue et se termine quatre jours avant l'exuviation, chez un mâle moyen (intermue : vingt-cinq jours), le régénérat dispose au plus d'environ six jours après son édification pour poursuivre sa croissance. C'est pourquoi, chez les mâles moyens, les régénérats ne peuvent acquérir la forme adulte à la mue postopératoire, mais seulement une forme intermédiaire. Par contre, chez les grands mâles, dont l'intermue atteint trente jours, si le gnathopode a été amputé au début du cycle d'intermue, il régénère avec une forme adulte.

III. — Étude biométrique de la régénération du deuxième gnathopode.

1. — MÉTHODES.

L. NOUVEL, dans son étude de la régénération chez les *Natantia*, a justement insisté sur le fait que la taille d'un régénérat était conditionnée par deux éléments : d'une part, la taille de l'animal, d'autre part, la durée de la régénération, et qu'il est difficile de découvrir la part qui revient à chacun d'eux. PAULIAN (1938), dans son étude quantitative de la régénération chez les Arthropodes, admet que la quantité régénérée en un intermue constitue une unité physiologique. « Il suffit d'une fraction d'intermue pour obtenir une régénération approximativement normale ; un excès de temps, lorsqu'il est peu important, n'est pas suivi d'une régénération sensiblement accrue. » Toute l'étude biométrique faite par l'auteur suppose que cette indépendance du régénérat et du moment de l'amputation est tout à fait générale. Étant supposée indépendante du temps de régénération, la quantité régénérée en un intermue variera seulement avec la taille du corps. PAULIAN obtient les résultats suivants :

Lorsque « la croissance normale de l'organe est isométrique ou allométrique, sans point critique ni discontinuité..., la quantité régénérée en un intermue y varie en fonction de la taille x selon la relation $y = bx^a$. Lorsque la croissance relative normale de l'appendice en régénération ne peut être représentée qu'au moyen de plusieurs lois successives et que la régénération est possible pendant la totalité de la période de croissance, la régénération relative ne peut être représentée, elle aussi, qu'au moyen de plusieurs lois successives, la transition entre ces lois s'établissant de la même manière que dans la croissance relative. » L'auteur, n'ayant examiné que peu d'individus, n'a pu fixer avec précision ces lois successives.

Chez les mâles d'*O. gammarella* de même taille, les mesures montrent que — à l'encontre de ce qu'admet PAULIAN — les dimensions (comme la forme) du régénérat varient beaucoup avec la durée de la régénération ; aussi rechercher des relations entre les dimensions des régénérats et la taille des individus n'aurait aucun sens. L'étude biométrique de la régénération ne peut donc se faire que d'une seule manière : *rechercher les lois qui relient entre elles les dimensions des articles du régénérat et les comparer à celles de la croissance normale*. A première vue, il apparaît normal de comparer les courbes de $Pgn2$ en fonction de $Cgn2$ au cours de la régénération avec celles de la croissance normale. Chez les mâles, la croissance normale de $Pgn2$ en fonction de $Cgn2$ est représentée par trois nuages de points en zigzag. Le premier correspond à l'étape juvénile : les 2 articles croissent ensemble. Le deuxième représente l'étape intermédiaire : $Cgn2$ diminue alors que $Pgn2$ croît rapidement. Enfin le troisième nuage correspond à l'étape postpubérale : les deux articles croissent de nouveau ensemble. Les points des étapes juvénile et intermédiaire sont dispersés et le passage d'une étape à l'autre est confus. Si l'on porte sur un tel gra-

phique des points représentatifs des régénérats, il est le plus souvent difficile de décider à quelle étape ils appartiennent. C'est pourquoi j'ai étudié les dimensions du *Pgn2* et du *Cgn2* des régénérats en fonction de l'ischiopodite : *Ign2*, qui fait également partie du régénérat. Ceci permet de comparer directement les lois quantitatives de la régénération à celles de la croissance normale. En effet, la croissance normale de l'ischiopodite du deuxième gnathopode est isométrique de celle du *Bp3*. Pour les 56 mâles adultes de toutes tailles qui ont servi à l'étude de la régénération, le rapport $Bp3/Ign2 = 3,02$ avec $\sigma = 0,08$. Pour 39 femelles, il est égal à $3,03 \pm 0,09$. On peut donc passer des courbes d'allométrie en fonction du *Bp3* aux courbes d'allométrie en fonction du *Ign2* par un simple changement de l'origine des abscisses égal à $\log 3,02$.

L'étude biométrique de la régénération a été faite chez 39 femelles et 56 mâles adultes de toutes tailles. Le gnathopode non amputé est appelé *gnathopode témoin*.

Les amputations du deuxième gnathopode sont pratiquées à divers stades de l'internmue ; le stade est noté ainsi que le temps écoulé entre l'opération et la mue postopératoire. Nous savons que la régénération n'a pas lieu durant les périodes *A* et *B* et l'étape *D₂* ; c'est pourquoi les amputations sont pratiquées au plus tôt au début de la période *C*. Dans ces conditions, la comparaison des temps qui séparent l'amputation de la mue a une réelle signification, l'étape *D₂* ayant une durée sensiblement constante. Quelques jours après la mue postopératoire, les animaux sont sacrifiés et les articles suivants mesurés : le propodite, le carpopodite et l'ischiopodite du régénérat et du témoin, le basipodite des périopodes de la troisième paire.

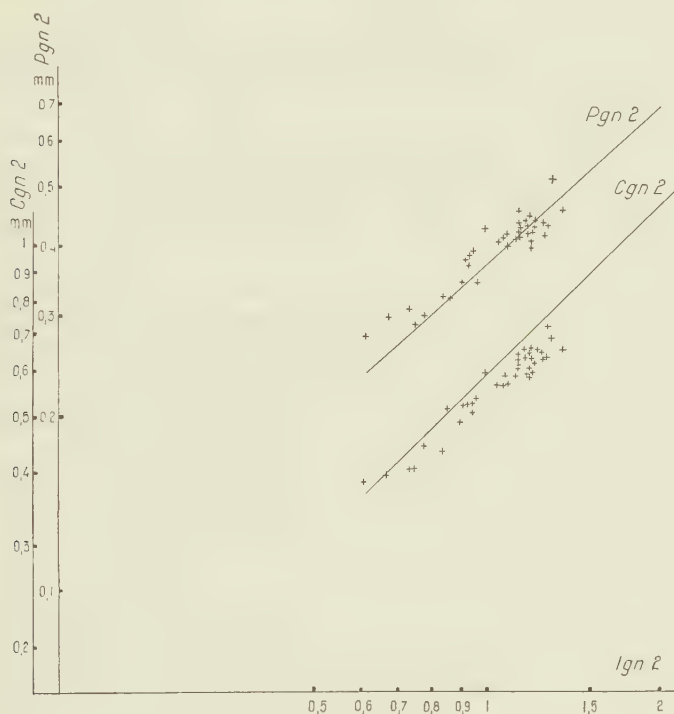
Les animaux ont été maintenus à une température de 20° environ. On sait que la durée de l'internmue diminue quand la température s'élève ; la régénération est également accélérée par l'élévation de la température. J'ai élevé quelques individus à plus de 25°, mais je n'ai pas fait une étude approfondie de l'influence de la température sur la régénération : je donnerai seulement quelques résultats numériques.

Signalons que le *Bp3* voisin du gnathopode amputé a la même longueur que le *Bp3* opposé, les légères différences parfois constatées étant du même ordre que chez les *Orchestra* non opérées. Ceci confirme que la régénération d'un appendice n'influence pas la croissance des appendices voisins. R. PRZIBRAM (1917) avait constaté que, chez le Mantide *Sphodromantis bioculata*, la régénération d'un appendice accélérât la croissance des appendices antérieur et postérieur ; les observations ne portaient d'ailleurs que sur peu d'individus. Depuis, TAZELAAR (1938), chez les larves de *Chloeon*, DIXEY (1938), chez *Gammarus chevreuxi*, PAULIAN (1938), chez *Palæmon squilla*, *Eupagurus prideauxi*, NEEDHAM (1943), chez *Asellus aquaticus*, ont montré que la régénération n'influence pas la croissance normale des appendices voisins.

2. — RÉGÉNÉRATION DU DEUXIÈME GNATHOPODE CHEZ LES FEMELLES.

Les dimensions des régénérats obtenus à la première mue postopératoire ont été mesurées chez 39 femelles de toutes tailles, dont la longueur du *Bp3* varie de 0,80 à 1,80 mm. Les longueurs du *Pgn2* et *Cgn2* en fonction du *Ign2* sont portées sur le graphique 11. Pour pouvoir comparer par superposition graphique les courbes obtenues et celles de la croissance normale, on prend pour origine $\log 3,02$.

La croissance des variants sexuels des femelles de Blocon est identique à celle des femelles de Locquêmeau. En effet, les points représentatifs des gnathopodes témoins se placent exactement sur les courbes de croissance du *Pgn2* et du *Cgn2* des femelles de Locquêmeau. Ce sont ces dernières courbes qui sont tracées sur le graphique.



Graphique 11. — *Orchestia gammarella* femelles. Régénérats du deuxième gnathopode. Longueurs du propodite (*Pgn2*) et du carpopodite (*Cgn2*) en fonction de l'ischiodipode (*Ign2*). En trait plein, courbes de croissance normale de ces articles chez les femelles.

Les points représentatifs des régénérats du *Pgn2* se situent autour de la droite représentative de la croissance normale. Par contre, les points représentatifs des régénérats du *Cgn2* se placent au-dessous de la courbe de croissance normale. Ainsi, le régénérat du deuxième gnathopode femelle possède un *Pgn2* de dimension normale relativement à *Ign2*, tandis que le *Cgn2* est d'une dimension relative plus faible que la normale.

A. E. NEEDHAM (1943) a également constaté que, chez *Asellus aquaticus*, la proportion d'un article dans une patte régénérée n'est pas exactement la même que dans une patte normale de même longueur : le basis est plus long et le propodite plus court que dans la patte normale. PAULIAN (1938) avait indiqué que, chez *Palarmon squilla*, pour les péréiopodes 2 et 5, le pourcentage du propode normal régénéré est plus grand que le pourcentage du carpe normal régénéré. Mais il faut remarquer qu'il est justifié de comparer les pourcentages régénérés seulement pour des articles dont les croissances relatives normales présentent des constantes d'équilibre égales ; or ce n'est pas le cas des articles comparés par PAULIAN.

3. — RÉGÉNÉRATION DU DEUXIÈME GNATHOPODE CHEZ LES MALES.

Les dimensions des régénérats obtenus à la première mue ont été mesurées chez 56 mâles adultes de toutes tailles dont le *Bp3* varie de 1,02 à 2,60 mm.

Les points représentatifs de la régénération du *Pgn2* et du *Cgn2* en fonction de la longueur du *Ign2* forment deux nuages de points très dispersés. Sur le graphique 12, j'ai représenté par un signe distinctif les régénérats de forme juvénile, intermédiaire et adulte.

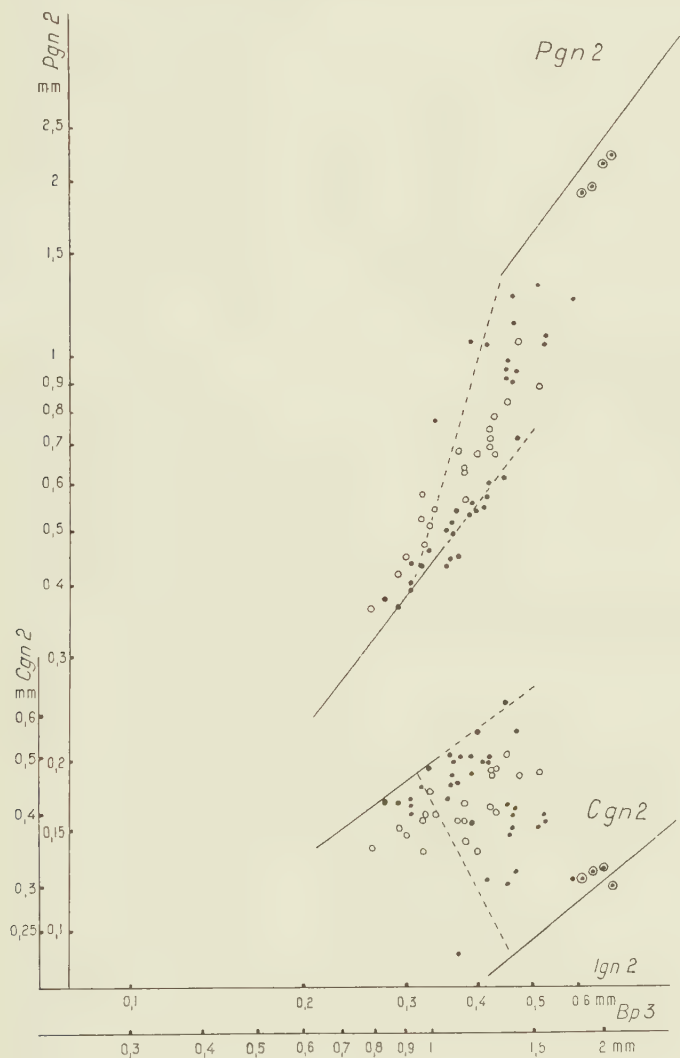
Régénérats juvéniles. — On constate que les points représentatifs du *Pgn2* régénéré se placent *sur la droite juvénile de la croissance normale et sur son prolongement*. Les points représentatifs du *Cgn2* régénéré sont, pour la plupart, non sur la droite juvénile de la croissance normale ou son prolongement, mais un peu en dessous ; nous retrouvons ici le phénomène déjà constaté pour le *Cgn2* des régénérats femelles.

Ainsi, le propodite et le carpopodite du deuxième gnathopode en régénération se différencient en présentant non seulement une forme juvénile mais des *dimensions par rapport à Ign2 obéissant aux lois de la croissance juvénile normale*.

PAULIAN, rapportant toujours la dimension du régénérat à celle du corps, n'avait pu que conclure : « Il n'existe pas de rapport entre les valeurs des constantes de l'équation d'allométrie appliquée à la régénération relative et les valeurs de ces constantes dans l'équation d'allométrie appliquée à la croissance normale. » Par contre, NEEDHAM (1943), chez *Asellus aquaticus*, portant en coordonnées logarithmiques la longueur d'un article en fonction de la longueur totale d'un péréiopode régénéré, avait constaté que le point se place à peu près sur la droite de croissance normale.

Les points représentatifs des régénérats juvéniles obtenus chez les plus petits mâles adultes se superposent aux derniers points de la croissance juvénile normale. Ceux relatifs aux régénérats juvéniles chez les mâles

dont le *Bp3* est supérieur à 1,30 mm sont distribués autour du prolongement de la droite de l'étape juvénile. Les régénérats juvéniles des grands mâles ont donc des dimensions relatives qui obéissent aux *lois extrapolées*



Graphique 12. — *Orchestia gammarella* mâles. Régénérats du deuxième gnathopode, à la première mue postopératoire. — Longueurs du propodite (*Pgn2*) et du carpopodite (*Cgn2*) en fonction de l'ischiopodite (*Ign2*). En trait plein, courbes de croissance normale de ces articles chez les mâles du Blosson août 1948. ● : régénérats de forme juvénile et adulte ; ○ : régénérats de forme adulte.

de la croissance juvénile normale. Leurs dimensions absolues sont supérieures à celles atteintes par les gnathopodes juvéniles normaux. Considérons, par exemple, un mâle de l'étape postpubérale dont le *Bp3* mesure

1,86 mm et dont le deuxième gnathopode est amputé quinze jours avant la mue. Il régénère un gnathopode juvénile dont les dimensions sont :

$Pgn2 = 0,615$ mm, $Cgn2 = 0,625$ mm, $Ign2 = 0,445$ mm. Les plus grands gnathopodes juvéniles des mâles de *Bloscon* ont pour dimensions : $Pgn2 = 0,41$ mm, $Cgn2 = 0,47$ mm, $Ign2 = 0,32$ mm, le $Bp3$ étant égal à 0,95 mm. Ce régénérat juvénile et un gnathopode juvénile normal de dimensions maxima sont représentés sur la figure 7.

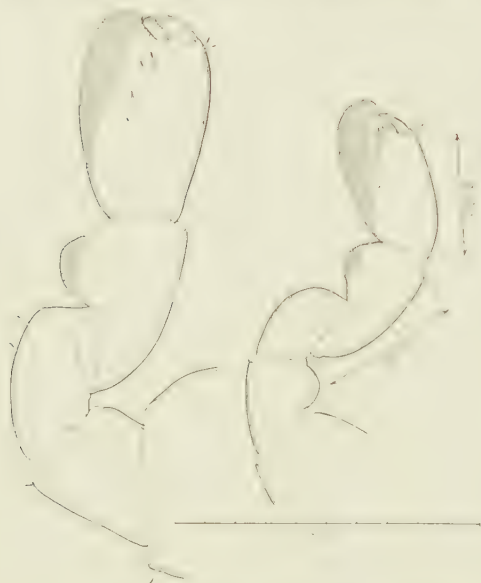


Fig. 7. *Orchestia gammarella* mâle. A gauche : régénérat de forme juvénile d'un gnathopode de forme adulte; à droite : gnathopode juvénile normal de dimensions maxima.

Le $Cgn2$ des gnathopodes juvéniles étant plus grand que celui des gnathopodes adultes, *a fortiori*, le $Cgn2$ d'un régénérat juvénile sera plus grand que celui du gnathopode non amputé. Ainsi, dans l'exemple cité, le gnathopode témoin non amputé a pour dimensions : $Pgn2 = 2,2$ mm, $Cgn2 = 0,285$ mm. Le $Cgn2$ régénéré est donc 2,2 fois plus grand que le témoin.

Ce résultat remarquable contredit ceux de PATIAX, qui, dans son étude quantitative de la régénération chez les Arthropodes, affirmait : « Le pourcentage régénéré peut varier très largement, cette variation est cependant limitée et l'organe en cours de régénération ne saurait acquérir en un intermue des dimensions supérieures aux dimensions normales. »

Régénérats intermédiaires et adultes. Après sa différenciation, le régénérat évolue vers la forme adulte en passant par les formes intermédiaires présentées par le gnathopode dans la croissance normale. Comme nous l'avons déjà dit, on ne peut obtenir de régénérat adulte à la mue postopératoire que chez les mâles dont l'intermue est suffisamment long, c'est-à-dire chez les mâles dépassant une certaine taille. Les résultats numériques montrent que l'on ne peut obtenir de régénérats adultes à la mue postopératoire que chez les mâles dont le $Bp3$ mesure au moins 1,70 mm ; chez ces mâles, l'intermue est d'une trentaine de jours.

Les points représentatifs des régénérats de formes intermédiaires et adulte forment un nuage de points très dispersés, tant pour $Pgn2$ que pour $Cgn2$. Ce fait s'explique aisément : si le régénérat, après sa différenciation en un gnathopode juvénile, bénéficie encore d'un certain temps avant l'étape D_2 , les points représentatifs s'éloignent des droites juvéniles,

Pgn2 s'accroissant rapidement tandis que *Cgn2* raccourcit. Or les points figuratifs des régénérats juvéniles ont des abscisses très variables ; le nuage de points figuratifs des régénérats intermédiaires et adultes sera donc très dispersé. Cette dispersion confirme d'une manière très démonstrative que, au cours de l'étape intermédiaire, les longueurs du *Pgn2* et *Cgn2* ne sont pas reliées à la longueur de référence par une loi d'allométrie.

La plupart des points représentatifs des régénérats juvéniles sont sur le prolongement des droites juvéniles ; c'est pourquoi la plupart des points représentatifs des régénérats de formes intermédiaires et adulte sont à droite de ceux de l'étape intermédiaire normale. De ce fait, les propodites des régénérats de formes intermédiaires et adulte ont des dimensions relatives plus petites et les carpopodites des dimensions relatives plus grandes que celles des articles normaux.

En ce qui concerne les dimensions absolues, on constate que les plus petits *Pgn2* appartenant à des régénérats de forme adulte ont la même longueur que les plus petits *Pgn2* adultes normaux (0,92 mm) ; par contre, le *Cgn2* de ces régénérats est plus grand que dans le gnathopode normal. Ce dernier résultat tient probablement au fait que le *Cgn2*, ayant acquis au cours de l'évolution du régénérat des dimensions plus grandes que lors de la croissance normale, ne peut se raccourcir au-delà de certaines proportions. Il ne faut pas déduire du résultat ci-dessus, concernant la longueur minimum des *Pgn2* adultes, qu'au-dessous de cette longueur la forme adulte n'est pas réalisable. En effet, si le deuxième gnathopode est amputé chez un petit mâle adulte, nous savons que le régénérat présente la forme adulte seulement à la deuxième mue postopératoire. Or le *Pgn2* de ce régénérat est d'une longueur inférieure à celle des plus petits *Pgn2* des gnathopodes adultes normaux.

Quelques données numériques. — Quelques résultats numériques permettront de préciser notre exposé. La température *T* de l'élevage est donnée, ainsi que le nombre de jours *t* qui sépare l'amputation de la mue postopératoire.

Voici d'abord les chiffres relatifs à 8 mâles dont le *Bp3* = 1,22 mm à la mue postopératoire :

<i>T</i>	<i>t</i>	RÉGÉNÉRAT.				TÉMOIN.		
		<i>Ign2</i>	<i>Pgn2</i>	<i>Cgn2</i>	Forme.	<i>Ign2</i>	<i>Pgn2</i>	<i>Cgn2</i>
18°	15	0,28	0,38	0,42	<i>j</i>	0,39	1,29	0,22
	17	0,30	0,44	0,42	<i>j</i>	0,41	1,24	0,22
	19	0,30	0,41	0,40	<i>j</i>	0,39	0,99	0,27
	20	0,33	0,49	0,40	<i>ji</i>	0,39	1,26	0,23
	20	0,34	0,54	0,40	<i>ji</i>	0,40	1,25	0,24
25°	12	0,33	0,46	0,48	<i>j</i>	0,41	1,26	0,26
	16	0,35	0,50	0,42	<i>j</i>	0,41	1,25	0,27
	17	0,38	0,56	0,40	<i>ji</i>	0,40	1,20	0,24

Pour les trois premiers et le sixième régénérats, les points représentatifs de *Pgn2* et *Cgn2* se placent sur les courbes juvéniles. Pour les deux derniers exemples, le point représentatif de *Pgn2* est encore sur la courbe juvénile, alors que celui de *Cgn2* est déjà au-dessous ; les points relatifs aux quatrième et cinquième régénérats ne sont plus sur les droites juvéniles ; ces régénérats ont eu le temps de commencer leur évolution vers la forme adulte.

Les résultats numériques indiquent que, à 25°, pour le même temps de régénération, le régénérat est plus grand qu'à 18°.

Voici d'autres mesures relatives à des mâles dont le *Bp3* = 1,39 mm.

<i>T</i>	<i>t</i>	RÉGÉNÉRAT.				TÉMOIN.		
		<i>Ign2</i>	<i>Pgn2</i>	<i>Cgn2</i>	Forme.	<i>Ign2</i>	<i>Pgn2</i>	<i>Cgn2</i>
18°	16	0,35	0,45	0,50	<i>j</i>	0,46	1,42	0,26
	16	0,36	0,51	0,47	<i>j</i>	0,46	1,43	0,28
	21	0,37	0,69	0,39	<i>i</i>	0,46	1,47	0,28
25°	18	0,41	0,55	0,49	<i>j</i>	0,46	1,46	0,26

Ici, les régénérats de forme juvénile se placent sur le prolongement des droites juvéniles de la croissance normale.

Enfin, voici des mesures relatives à des mâles dont *Bp3* = 1,90 mm.

<i>T</i>	<i>t</i>	RÉGÉNÉRAT.				TÉMOIN.		
		<i>Ign2</i>	<i>Pgn2</i>	<i>Cgn2</i>	Forme.	<i>Ign2</i>	<i>Pgn2</i>	<i>Cgn2</i>
18°	18	0,45	0,62	0,62	<i>j</i>	0,63	2,24	0,28
	18	0,46	0,70	0,56	<i>j</i>	0,64	2,30	0,29
	20	0,47	0,89	0,47	<i>i</i>			
	20	0,47	0,96	0,37	<i>a</i>			

Les régénérats de forme juvénile se placent également sur les prolongements des courbes juvéniles de la croissance normale.

Relation entre Ign2 des régénérats juvéniles et la taille de l'animal.

— Comme nous l'avons dit plus haut, la forme et les dimensions d'un régénérat dépendent non seulement de la taille de l'individu, mais aussi du temps de régénération, et c'est pourquoi nous n'avons pas étudié les dimensions des régénérats relativement à la taille des *O. gammarella*. Cependant on peut se demander si les régénérats juvéniles ne constitueraient pas une unité physiologique (suivant l'expression de PAULIAN) et si leurs dimensions ne seraient pas fonction de la taille des individus. Les résultats numériques montrent que les dimensions des *Ign2* dans les régénérats juvéniles varient avec la taille des mâles. Si l'on porte sur un graphique en coordonnées logarithmiques les points représentatifs du *Ign2* des régénérats juvéniles en fonction du *Bp3*, on obtient un nuage allongé,

mais avec une dispersion notable. Aux points situés avant l'abscisse $Bp3 = 2,0$ mm, on peut ajuster une droite de pente 1 ; pour les points d'abscisse supérieure à 2,0, la courbe s'infléchit. Le calcul du rapport $\frac{Ign2 \text{ régénéré}}{Ign2 \text{ témoin}}$ donne le même résultat ; pour les mâles dont le $Bp3$ est inférieur à 2,0 mm, ce rapport varie de 0,70 à 0,82 ; la distribution des valeurs n'est pas normale. Pour les mâles dont le $Bp3$ est supérieur à 2,0 mm, la valeur du rapport tombe à 0,60 environ. Il y a quelques régénérats pour lesquels le rapport est exceptionnellement faible. Quand on examine de tels régénérats, on constate que le $Ign2$, au lieu d'occuper toute la section du basipodite, n'en occupe qu'une portion.

La longueur du $Ign2$ des régénérats juvéniles n'est donc pas reliée à $Bp3$ par une relation d'allométrie. L'étude des dimensions des régénérats par rapport à une longueur de référence représentant la taille de l'animal ne peut donc conduire à des résultats valables.

Régénération des gnathopodes juvéniles ou intermédiaires. — Il n'a été envisagé que la régénération chez les mâles adultes. Mais, bien entendu, la régénération des gnathopodes de formes juvénile et intermédiaires obéit aux mêmes lois que la régénération des gnathopodes adultes. Le régénérat se différencie avec des dimensions relatives juvéniles. Lorsque, à la mue post-opératoire, le mâle appartient encore à l'étape juvénile, le régénérat est évidemment juvénile. Les mâles appartenant à l'étape intermédiaire ont encore un intermue court ; aussi, à la mue postopératoire, le régénérat est généralement juvénile. A la fin de l'étape intermédiaire, l'intermue peut être assez long pour que le régénérat soit de forme intermédiaire à la première mue postopératoire.

Évolution des régénérats lors des mues successives. — L'étude de la régénération a été limitée à la première mue postopératoire. C'est que, d'une part, elle avait été ainsi traitée par les autres auteurs et que, d'autre part, cette méthode suffit à l'étude des régénérats juvéniles. Mais il est évident que le régénérat obtenu à la première mue postopératoire n'a aucun caractère particulier. Le régénérat se différencie avec la forme et les dimensions juvéniles ; sa croissance suivant à peu près la pente moyenne de la croissance intermédiaire normale, il évolue rapidement vers la forme adulte et ensuite tend à acquérir les dimensions relatives de l'étape postpubérale. La première mue postopératoire interrompt cette évolution en un point qui dépend du temps de régénération. Le point figuratif du régénérat d'un mâle adulte atteint à peu près la courbe de l'étape postpubérale à la troisième mue postopératoire. Ensuite, les articles du régénérat, obéissant aux lois de la croissance postpubérale, mais avec un accroissement à la mue plus élevé que la normale, tendent à rattraper les dimensions absolues du gnathopode non amputé. Il leur faut d'autant plus de temps que ce dernier est grand.

Sur le graphique 12, les quatre points à droite ne figurent pas, comme

les autres points, un régénérat à la première mais à la troisième et sixième mue postopératoire.

IV. — Conclusions.

Chez *Orchestia gammarella*, la régénération d'un appendice se fait dans le moignon, à l'abri d'un bouchon cicatriciel. Le deuxième gnathopode est amputé entre le basis et l'ischiopodite.

Chez les femelles, le régénérat est une miniature de l'appendice amputé.

Chez les mâles, le deuxième gnathopode ne régénère pas d'emblée dans la forme qu'il présentait au moment de l'amputation. *Le régénérat se différencie toujours sous la forme juvénile*. Il évolue ensuite vers la forme adulte en passant par les formes intermédiaires semblables à celles de la croissance normale. A la mue postopératoire, le régénérat présente la forme qu'il avait acquise lorsque la sécrétion de la cuticule préexuviale (étape D_2) a interrompu son évolution.

L'étude biométrique du propodite et du carpopodite du deuxième gnathopode régénérés est faite relativement à l'ischiopodite également régénéré et dont la croissance normale est isométrique de la longueur de référence, *Bp3*. Les dimensions relatives du *Pgn2* et du *Cgn2* des régénérats de forme juvénile obéissent aux lois de la croissance normale de l'étape juvénile. Les régénérats juvéniles qui s'éditent chez les grands mâles adultes acquièrent des dimensions absolues supérieures à celles des plus grands gnathopodes normaux de forme juvénile. Ainsi, *les lois de la croissance normale du deuxième gnathopode durant l'étape juvénile sont extrapolées dans la régénération*. La dimension du *Cgn2* de tels régénérats juvéniles est très supérieure à la dimension du *Cgn2* amputé (jusqu'à deux fois plus grande) : ceci est un phénomène exceptionnel dans la régénération. Les points représentatifs des régénérats de forme intermédiaire et adulte sont extrêmement dispersés, ce qui confirme que l'étape qui fait suite à l'étape juvénile est une discontinuité. Le facteur responsable de cette discontinuité ne peut donc agir sur le régénérat que lorsque celui-ci s'est différencié dans la forme juvénile.

Nos résultats mettent pour la première fois en évidence, chez les Crustacés, la régénération d'un appendice sous sa forme jeune et avec des dimensions relatives de ses articles obéissant aux mêmes relations que dans la croissance juvénile normale. Ces phénomènes ne peuvent évidemment exister que dans la régénération des appendices dont la morphologie et les lois de croissance varient au cours du développement.

La régénération ne peut être considérée comme une « récapitulation de l'ontogenèse ». En effet, le régénérat présente les dimensions relatives de l'étape juvénile de la croissance des variants sexuels mâles et non les dimensions de l'étape indifférenciée. Il est d'ailleurs difficile de concevoir qu'un appendice puisse se constituer dans un organisme adulte dans des conditions identiques à celles de l'ontogenèse. On ne peut non plus concevoir la régénération comme un mécanisme restituant automatiquement

et d'emblée une miniature de l'appendice amputé. La régénération a ses processus propres.

Dans la croissance relative normale existent des relations d'allométrie entre les variants sexuels et la taille du corps ou un article de référence. Dans la régénération, les relations d'allométrie entre les articles du régénérat sont les mêmes que celles qui relient ces articles dans leur croissance normale, mais elles se limitent à ces articles ; *il n'y a pas de loi d'allométrie qui relie les dimensions du régénérat à celles du corps*. Le régénérat se comporte donc comme un ensemble autonome. Cependant, cette autonomie n'est pas entière, puisque, par une croissance accélérée au cours des mues successives, le régénérat tend à reprendre les dimensions absolues normales.

TROISIÈME PARTIE

DÉTERMINISME ENDOCRINIEN DES CARACTÈRES SEXUELS

Introduction.

Les expériences de castration chirurgicale et de greffe de gonades, qui, chez les Vertébrés, ont permis d'élucider le problème de la différenciation des caractères sexuels, n'ont pu, pendant longtemps, être réalisées chez les Crustacés. Aussi, les seules données relatives à ce problème dans ce groupe furent d'abord exclusivement dues aux nombreuses observations des phénomènes réunis depuis GLARD (1887) sous le nom de « castration parasitaire ». Un rappel de ces travaux, dont certains sont contemporains, n'apporterait rien à l'exposé de nos résultats. Ils ont d'ailleurs fait l'objet de plusieurs mises au point (1) qui, toutes, soulignent l'absence de preuves expérimentales des théories émises. La plupart de ces dernières affirmaient l'indépendance des caractères sexuels secondaires vis-à-vis des gonades. COURRIER (1921) a, le premier, supposé l'existence d'une hormone sexuelle, mais « issue d'un organe physiologiquement indépendant de la glande séminale ».

Par ailleurs, certains auteurs, comme DE LA VAULX (1922), VANDEL (1925), ont fait remarquer que sous le terme de « caractères sexuels secondaires » sont englobés des organes de natures diverses. Ils estimaient qu'il fallait tout au moins distinguer, d'une part, les caractères sexuels permanents et, d'autre part, les caractères sexuels temporaires en rapport avec l'activité des gonades. En particulier, chez les femelles existent des organes qui ne se développent qu'au moment de la ponte et de l'incubation. VANDEL, ayant constaté que les oostégites des Isopodes terrestres n'apparaissent qu'au moment de la ponte, estimait très probable l'existence de corrélations entre la présence des oostégites et la maturation des ovocytes et étendait cette hypothèse à tous les caractères sexuels secondaires temporaires des Crustacés en rapport avec l'activité des gonades.

Les premières recherches expérimentales concernent le déterminisme d'un caractère sexuel temporaire. Chez les femelles adultes de l'Isopode *Asellus aquaticus*, une mue sur deux est suivie de ponte. Lors de cette mue, les oostégites présentent une forme large permettant la rétention des

(1) TUCKER (1930), HIRAIWA et SATO (1939), HANSTRÖM (1939), BROWN (1944 et 1948), BUDENBROCK (1948).

œufs ; à l'exuviation suivante, ils sont remplacés par des lames étroites, et ainsi de suite. La forme étroite s'observe également chez la femelle immature. HAEMMERLI-BOVERI (1926) arrêta l'activité des ovaires d'un certain nombre de femelles en période de reproduction, par irradiation au bromure de radium. Les individus ainsi « castrés » ont continué à muer, mais leurs oostégites ont gardé définitivement une forme étroite. LE ROUX (1933) a également réalisé, par la même technique, la « castration » des femelles du Gammarien : *Gammarus duebeni*. Chez les Gammariens, il n'y a qu'une forme d'oostégites, toujours présente chez les femelles. Pendant la saison de reproduction, chaque mue s'accompagne normalement d'une ponte et les oostégites sont alors bordés par de longues soies ovigères. La présence de ces soies constituent le caractère temporaire lié à l'incubation. L'inhibition de la vitellogenèse sous l'action de l'irradiation s'accompagne de la disparition des soies ovigères. Par contre, la forme des variants sexuels n'est pas modifiée. L'auteur en conclut que, « chez les Gammariens, les différences sexuelles que l'on a coutume de réunir sous le nom de caractères sexuels secondaires relèvent de déterminismes différents. En effet, la formation des soies ovigères dépend directement du fonctionnement ovarien et, en particulier, des phénomènes de vitellogenèse. » CALLAN (1940) observe que, chez *Leander squilla*, la présence sur les pléopodes des soies porteuses d'œufs est un caractère cyclique lié à la ponte. Il obtient l'inhibition de la maturation des ovocytes par l'action des rayons X : dès lors, les soies n'apparaissent plus.

CALLAN remarque que, de ses expériences, aussi bien que de celles d'HAEMMERLI-BOVERI et de LE ROUX, on peut déduire deux conclusions tout aussi plausibles l'une que l'autre :

— la différenciation des caractères liés à l'incubation dépend directement de substances élaborées par l'ovaire en vitellogenèse et libérées dans le sang ;

— l'activité ovarienne et les caractères sexuels secondaires temporaires dépendent d'un facteur commun sensible aux radiations.

Une troisième hypothèse peut être également envisagée :

— les ovaires et les caractères temporaires sont également sensibles aux radiations.

Comme l'ont souligné CALLAN (1940), puis BROWN (1944, 1948), aucune expérience de castration par irradiation ne peut apporter une réponse décisive au problème du déterminisme des caractères sexuels secondaires temporaires ou permanents des Crustacés. L'irradiation ne réalise d'ailleurs pas une castration véritable, mais la suppression de la vitellogenèse par destruction des ovocytes. La démonstration ou l'infirmité de la production d'une hormone par les gonades ne peut être faite que par la castration chirurgicale et l'implantation de gonades.

La castration chirurgicale a été tentée pour la première fois par STAMATI (1888) sur l'Écrevisse, mais cet auteur n'obtint pas la survie des opérés. PRZIBRAM (1917) échoua également avec le Crabe *Gelasimus pugnax*. LE ROUX (1933) effectua l'extirpation des gonades chez des

fémmes de *Gammarus duebeni*, mais les individus castrés n'ont jamais survécu plus de deux jours à l'opération.

Deux auteurs japonais : TAKEWAKI et NAKAMURA ont obtenu pour la première fois, en 1944, la survie des opérés après ablation des gonades chez l'Isopode : *Armadillidium vulgare*. Deux petits trous étaient pratiqués de chaque côté du vaisseau dorsal, sur le tergite du septième segment thoracique chez les mâles, du sixième chez les femelles, et la gonade était extraite à l'aide de pinces fines. La gonadectomie des mâles et des femelles d'*Armadillidium* n'entraîna aucune modification des caractères sexuels secondaires. 90 p. 100 des femelles ovariectomisées formèrent des oostégites tout à fait normaux (chez les Isopodes terrestres, les oostégites disparaissent complètement pendant les périodes de repos). Chez les autres femelles, les oostégites étaient anormalement petits ou certains manquaient. Les auteurs conclurent que les ovaires ne contrôlent pas la formation des oostégites, la légère diminution de la capacité de formation du marsupium chez 10 p. 100 des opérés pouvant être attribuée aux troubles somatiques dus à l'ovariectomie.

MORGAN (1920) réalisa la transplantation de morceaux de testicules ou d'ovaires dans des Crabes (*Gelasimus*) de sexe opposé. Les caractères sexuels n'ont montré aucune modification. Il n'a d'ailleurs pu suivre le devenir des implantants.

Les études expérimentales du déterminisme des caractères sexuels conduisaient donc à des résultats contradictoires : alors que l'arrêt de la vitellogénèse par irradiation entraîne la disparition des caractères liés à l'incubation, l'ovariectomie ne provoque pas la disparition de ces mêmes caractères. Les caractères sexuels permanents, eux, ne sont modifiés dans aucune expérience, ni de castration, ni de greffe, et apparaissent indépendants des gonades.

Signalons par ailleurs que CORNUBERT, DEMEUSY, VEILLET (1952) étudiant les effets de l'ablation des pédoncles oculaires chez les femelles prépubères de Crabes ont constaté que les caractères sexuels externes de la puberté n'apparaissent pas chez les opérées. Ces auteurs ont conclu que « le développement des caractères sexuels externes, indépendant du développement de l'ovaire, est lié à la présence des pédoncles oculaires ».

Tel était l'état des connaissances concernant le déterminisme des caractères sexuels chez les Crustacés lorsque, au début de l'année 1952, je tentais de pratiquer chez *Orchestia gammarella* la castration chirurgicale et l'implantation de gonades. Les premiers résultats (1952) concernent la présence des soies ovigères, caractère sexuel temporaire lié à l'incubation. C'est seulement un peu plus tard (1954) que je réussis à expliquer le déterminisme des caractères sexuels primaires et secondaires mâles et partiellement celui des caractères femelles. J'exposerai ces recherches dans leur ordre chronologique.

CHAPITRE PREMIER

DÉTERMINISME DE LA PRÉSENCE DES SOIES OVIGÈRES, CARACTÈRE LIÉ A L'INCUBATION

I. — Cycle et genèse des soies marginales des oostégites.

1. — CYCLE DES SOIES MARGINALES DES OOSTÉGITES.

Chez les femelles de Gammariens, la face interne des coxopodites de la deuxième paire de gnathopodes et des trois paires de péréiopodes suivants porte une expansion lobiforme, appelée oostégite ou « lame incubatrice ». Ces quatre paires d'appendices forment, en effet, le plancher d'une chambre incubatrice ou *marsupium* dont le plafond est constitué par les sternites du péréion. Un oostégite n'est formé que de deux couches épithéliales, reliées par des piliers cytoplasmiques et que recouvre une mince cuticule. Les lames incubatrices n'existent pas à la naissance ; elles apparaissent très petites à la mue de première différenciation morphologique externe du sexe et grandissent ensuite.

Les oostégites des femelles en période de reproduction sont garnis de longues soies marginales dites « soies ovigères ». A vrai dire, ces soies ne portent pas les œufs, mais assurent une bonne fermeture de la chambre incubatrice. LE ROUX a constaté, chez *Gammarus duebeni*, que les soies ovigères apparaissent lors de la mue précédant la première ponte ; les oostégites des femelles immatures ne porteraient pas de soies. SEGERSTRALE (1940) a observé, par contre, que, chez *Corophium volutator*, de petites soies bordent les oostégites des femelles immatures : les soies ovigères montrent un développement progressif se répartissant sur plusieurs mues. Elles persistent pendant tout l'été. En automne, elles retournent à l'état juvénile en passant par des dimensions intermédiaires ; leur raccourcissement ne commence pas en même temps pour tous les oostégites, ni sur tout le pourtour d'un oostégite. HUSSON (1951), étudiant le développement des oostégites de *Niphargus virei* Chev., constate que, chez les petites femelles, le bord antérieur des oostégites est lisse, tandis que le bord postérieur est garni de « petits cils courts ». Chez les femelles ovigères, le bord antérieur des lames incubatrices se garnit de longues soies, tandis que les « cils » ne se modifient pas. L'auteur conclut que, « chez le *Niphargus*, l'existence des soies sur l'arête antérieure des lamelles incubatrices coïncide avec l'évolution d'une série d'ovocytes ; les cils, eux, étant indépendants de l'ovogenèse, seules donc, les soies ovigères antérieures constituent un caractère sexuel temporaire ».

Chez *Orchestia gammarella*, les oostégites des trois premières paires ont sensiblement la même longueur. Ceux de la quatrième paire (portés par les $p5$) sont nettement plus courts. J'ai fait une cinquantaine de mesures sur la croissance des oostégites de la deuxième paire (portés par les $p3$) : chez les femelles pubères, cette croissance est isométrique de celle du basis du troisième péréiopode, $Bp3$ (dont la longueur a été choisie pour longueur de référence dans l'étude de la croissance relative des variants sexuels). Chez les plus petites femelles pubères, dont le $Bp3$ mesure approximativement 1,20 mm, les oostégites mesurent environ 1,70 mm. Chez les grandes femelles, dont le $Bp3$ mesure 2,0 mm environ, les oostégites ont une longueur égale à 2,5 mm. Chez les femelles en activité reproductrice, les oostégites des trois premières paires sont bordés d'une trentaine de soies ovigères, réparties à intervalles réguliers (fig. 14) ; ceux des cinquièmes péréiopodes n'en portent qu'une vingtaine. La longueur de ces soies ovigères est définie et indépendante de la taille, au contraire des dimensions des oostégites. Elle diminue à peu près régulièrement de chaque côté de l'oostégite, depuis les soies distales : 0,80 mm, jusqu'aux proximales : 0,30 mm.

Contrairement à ce qu'affirme LE RORX, les oostégites des femelles immatures portent de petites soies, à demi invaginées, dont la pointe affleure à peine la surface et qui mesurent moins de 0,02 mm. Les figures 8 et 10 montrent de telles soies, que nous appellerons *soies juvéniles*. Lors de la mue qui précède la première ponte, elles font place aux soies ovigères qui peuvent être jusqu'à quarante fois plus longues (dans le cas des distales). Ces longues soies sont présentes lors de chaque exuviation précédant une ponte, c'est-à-dire, normalement, à toutes les mues successives durant la saison de reproduction. Cependant, il peut arriver qu'une femelle ne mûrisse pas d'œufs durant un internmue et ne ponde pas à la mue suivante ; les soies ovigères sont alors remplacées par des soies juvéniles. Elles réapparaissent à la mue suivante, s'il y a ponte.

À l'automne, lors de l'exuviation succédant à la dernière ponte, les soies redeviennent juvéniles. Toutefois, on constate que les soies ovigères font parfois place à des « soies intermédiaires », environ deux ou trois fois plus courtes qu'elles (1), avant le retour aux soies juvéniles.

En résumé, aux mues qui précèdent une ponte, les oostégites se bordent toujours de soies ovigères (0,8 mm). Aux mues qui ne sont pas suivies de ponte, les oostégites ne sont pas lisses, mais bordés de soies juvéniles (0,02 mm).

(1) La longueur des soies intermédiaires distales varie, en général, entre 0,1 et 0,8 mm. Le plus souvent, elle diffère d'un oostégite à l'autre chez une même femelle, les oostégites des deuxième gnathopodes présentant les soies les plus longues ; parfois ces derniers sont les seuls à en porter, les autres étant bordés de soies juvéniles. Cependant, l'existence d'un gradient antéro-postérieur pour la longueur des soies intermédiaires n'est pas la règle et on constate assez souvent une répartition anarchique de cette longueur.

2. — GENÈSE DES SOIES MARGINALES DES OOSTÉGITES.

Comme l'ont montré DRACH (1939, 1944) et DEBAISIEUX (1948), les soies des Crustacés sont formées, à demi invaginées sous les anciennes, par une matrice trichogène. Les processus de formation des soies marginales des oostégites sont semblables à ceux des autres soies, mais leur ampleur exceptionnelle les rend particulièrement nets.

Il est possible de suivre la genèse des matrices trichogènes elles-mêmes sur des préparations d'oostégites à l'état frais. Quelques jours après la sixième mue, en deux ou trois points du pourtour de l'oostégite nouvellement formé, les noyaux de l'épithélium se multiplient, acquièrent une forme discoïde et s'enfoncent en colonnettes entre les deux lames. A la mue suivante, le bord de l'oostégite est encore lisse. A partir de l'étape D_0 , les matrices se rétractent avec l'épithélium et on constate alors l'existence d'une fibre nerveuse dont l'extrémité est restée prisonnière de la cuticule (fig. 8, *a*). Durant les étapes D_1 et D_2 , la pointe de chacune des matrices forme une minuscule soie à demi invaginée. Après la mue suivante (huitième), l'oostégite apparaît bordé de deux ou trois soies juvéniles. Au cours de l'intermue, de chaque côté des matrices médianes, de nouvelles matrices se sont formées ; ainsi, lors des mues successives apparaîtront de nouvelles soies, en position proximale par rapport aux premières. La figure 8, *b*, montre la formation des soies juvéniles avant la dixième ou onzième mue ; l'oostégite est beaucoup plus grand que sur la figure 8, *a*, et sa cuticule est notablement plus épaisse.

Une matrice trichogène comprend un axe formé de cellules très allongées dont les noyaux sont situés dans la partie profonde. La moitié distale de cet axe est entourée d'une gaine à noyaux régulièrement disposés, comme le montre la coupe longitudinale représentée sur la figure 9, D_0 .

Jusqu'à l'étape D_0 , il n'est pas possible de savoir quelle sorte de soie formera la matrice. Lorsqu'il y a vitellogenèse, à partir du stade D'_1 ,

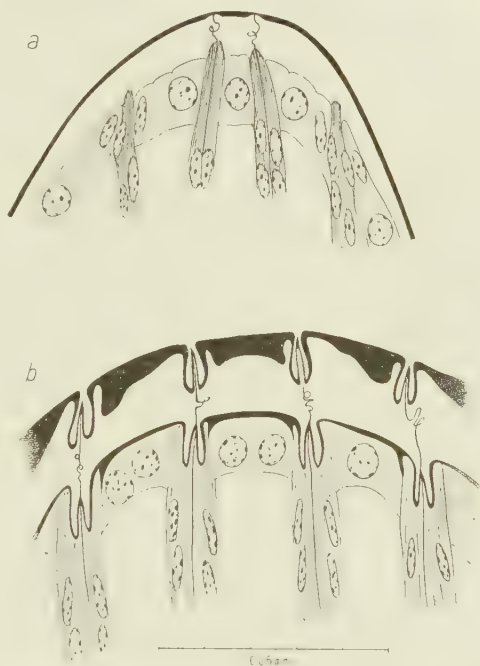


Fig. 8. — *Orchestia gammarella*. Genèse des matrices trichogènes et des soies juvéniles d'un oostégite d'une jeune femelle. Examen à l'état frais. Voir texte.

elle s'étire, ce qui provoque la séparation de l'axe et de la gaine. Il se forme ainsi une fente circulaire qui s'approfondit rapidement et atteint en trois jours une dimension égale à la moitié de la longueur d'une soie ovigère. Pendant l'étape D_2 , l'axe de la matrice sécrète la moitié distale, la gaine, la moitié proximale de l'étui de la future soie : celle-ci apparaît



Fig. 9. — *Orchestia gammarella*. Morphogenèse d'une soie ovigère. Aspects de la matrice trichogène au cours des différents stades : B, D_0 , D_1 , D_2 du cycle d'intermue. La matrice s'étire en profondeur durant l'étape D_1 , comme l'indique la position des noyaux.



Fig. 10. — *Orchestia gammarella*. Formation d'une soie « juvénile » (a, b) et d'une soie « intermédiaire » (c). La matrice ne s'étire pas pour former une soie juvénile et s'étire partiellement pour former une soie intermédiaire.

à demi invaginée (fig. 9, D_2). Lors de l'exuviation, grâce à la pression interne et à la traction sur la fibre nerveuse, la nouvelle soie se dévagine. Après la sécrétion postexuviale, la matrice se retire, seule sa pointe restant engagée dans l'embase de la soie. Les « soies intermédiaires » sont dues à un étirement de la matrice moins important que celui que nous venons de décrire (fig. 10, C). En l'absence d'étirement, il se forme des « soies juvéniles » (fig. 10, a, b).

Le facteur responsable de la formation des soies ovigères agit donc en provoquant l'étirement des matrices trichogènes qui existent en permanence dans l'oostégite. Il n'induit pas ces soies *de novo*, comme le laissait supposer LE ROUX.

II. — Castration chirurgicale des femelles.

1. — TECHNIQUE OPÉRATOIRE.

Les *O. gammarella* femelles sont maintenues entre le pouce et l'index. L'anesthésie et l'asepsie ne sont pas nécessaires. Les opérations s'effectuent sous la loupe binoculaire. A l'aide de ciseaux fins (pinces de Wecker), une incision verticale, intéressant cuticule et épithélium, est pratiquée sur un des côtés du sixième segment du péréion ; elle part de l'insertion du coxa et remonte jusqu'au niveau de l'ovaire. Avec des pinces fines (brucelles d'horlogerie), on saisit à travers l'ouverture l'extrémité postérieure de l'ovaire que l'on parvient à extraire en tirant doucement. L'oviducte se rompant, sa partie terminale reste dans l'animal. Un ou deux jours plus tard, le deuxième ovaire est extirpé ; la résection des deux gonades pratiquée le même jour risque en effet de provoquer la mort de l'animal. Les plaies sont rapidement fermées par un coagulum de sang. Si aucun organe n'a été lésé, les opérés vivent et muent normalement. Il arrive parfois qu'un ovaire se déchire pendant l'extirpation ; il est alors très difficile de retirer la portion restante. Chez les femelles en reproduction, à l'étape D_0 , l'ovaire devient visible par transparence grâce à la couleur mauve du vitellus et la castration est alors plus aisée.

J'ai effectué la castration complète d'environ 200 femelles immatures ou en reproduction. J'exposerai d'abord les résultats concernant la castration pratiquée dans l'intermue précédant la première ponte. Ces résultats sont en effet plus simples à interpréter et plus démonstratifs.

2. — CASTRATION AVANT LA PREMIÈRE PONTE.

Ovariectomie totale. — Au début de l'intermue précédant la première ponte (comme d'ailleurs au début de n'importe quel intermue précédant la ponte) se déclenche la vitellogenèse d'une série d'ovocytes qui deviennent bientôt visibles à travers le tégument ; parallèlement, sous les soies juvéniles qui bordent les oostégites, débute à l'étape D_0 la formation des futures soies ovigères.

Chez une trentaine de femelles, l'extirpation des deux ovaires est réalisée durant cet intermue. Si elle est faite avant l'étape D_0 , à la mue suivante les oostégites restent bordés de soies juvéniles. Si elle est effectuée après cette étape, à l'exuviation postopératoire, les oostégites acquièrent des soies ovigères normales ; mais, à la deuxième mue, elles sont remplacées définitivement par des soies juvéniles.

Ces résultats montrent que la formation des soies ovigères est sous le contrôle des ovaires en vitellogenèse. Nous dirons qu'elles sont induites par un « facteur ovarien », sans préjuger de sa nature exacte. L'étape D_0 apparaît comme une « période critique ».

Ovariectomie partielle avant la première ponte. Si un seul ovaire est extirpé avant l'étape D_0 , celui laissé en place suffit à induire la formation de soies ovigères normales.

Si, au cours de la castration, un ovaire s'est déchiré, la vitellogenèse se poursuit normalement dans la portion non extirpée (la ponte peut même avoir lieu si l'ablation a respecté l'oviducte). J'ai réalisé, involontairement d'ailleurs, de nombreuses ovariectomies partielles avant le début de l'étape D_0 . A la mue postopératoire, les oostégites apparaissent bordés de longues soies. Elles ont la dimension des soies ovigères normales quand s'est accomplie la vitellogenèse de quatre ovocytes au moins ; sinon elles ont une dimension « intermédiaire » (rappelons que dans les deux ovaires mûrissent normalement une trentaine d'ovocytes).

Les ovariectomies partielles montrent qu'une portion quelconque de l'ovaire, dans laquelle s'accomplit la vitellogenèse de quelques ovocytes, est capable d'induire la formation de soies ovigères. Elles montrent, d'autre part, que les deux ovaires fournissent une quantité de facteur bien supérieure au minimum nécessaire à cette formation. Pour une quantité inférieure à ce dernier se produit encore un étirement partiel des matrices trichogènes ; l'action du facteur ovarien n'obéit donc pas à la « loi du tout ou rien ».

Détermination précise de la période critique. Nous avons vu (première partie) que l'intermue des femelles en reproduction est de vingt-deux jours. L'étape D_0 débute douze jours avant la mue à venir et dure cinq jours. Il est facile de repérer sur le vivant les différents jours de l'étape D_0 (voir première partie). Un ovaire est enlevé tout au début de l'étape D_0 . Le deuxième ovaire est extirpé un jour, deux jours, etc., après le premier.

— Chez 6 femelles, l'ablation du deuxième ovaire est effectuée le deuxième jour de l'étape D_0 ; à la mue postopératoire, les soies restent juvéniles.

Chez 5 femelles, elle est effectuée le troisième jour de l'étape D_0 ; à la mue, 2 femelles présentent des soies intermédiaires et 3 des soies juvéniles.

Chez 4 femelles, elle est effectuée le quatrième jour de l'étape D_0 ; à la mue, 2 femelles ont formé des soies intermédiaires et 2 des soies ovigères.

Chez 5 femelles, elle est effectuée le cinquième jour de l'étape D_0 ; à la mue, toutes les femelles présentent des soies ovigères.

Ces résultats montrent que la période critique est limitée au troisième et quatrième jour de l'étape D_0 ; elle se place donc juste avant l'étirement des matrices trichogènes.

La mise en évidence d'une période critique suggère l'existence d'une hormone. On pourrait supposer que la libération d'une telle hormone débute avec le cycle de l'intermue et atteint le minimum efficace à l'étape D_0 . Mais, s'il en était ainsi, la quantité d'hormone produite par une portion d'ovaire ne pourrait atteindre, au moment de la formation des soies, le minimum nécessaire à cette formation. Or nous avons vu que, si, dès le début de l'intermue, il ne reste qu'une faible portion d'ovaire, les soies ovigères sont néanmoins induites. Il faut donc admettre que la période critique représente le moment de la libération de l'hormone dans le sang. Lorsque l'ovariectomie complète intervient avant le troisième jour de l'étape D_0 de l'intermue précédant la première ponte, il n'y a pas étirement des matrices trichogènes, et les soies restent juvéniles. Lorsque l'ovariectomie est pratiquée pendant la libération de l'hormone, c'est-à-dire le troisième ou le quatrième jour de l'étape D_0 , la quantité d'hormone émise peut être inférieure au minimum nécessaire à la formation des soies ovigères; l'étirement des matrices n'est alors que partiel, et les soies formées sont intermédiaires. Enfin, lorsque l'ovariectomie intervient après le quatrième jour de l'étape D_0 , la quantité d'hormone est suffisante pour induire un étirement complet des matrices et la formation de soies ovigères normales.

3. — CASTRATION DES FEMELLES EN PÉRIODE DE REPRODUCTION.

Castration totale des femelles ovigères. — J'ai réalisé environ 150 ovariectomies totales chez des femelles ayant déjà pondu. Lorsque la castration intervient avant le début de l'étape D_0 , les soies ovigères sont parfois remplacées d'emblée par des soies juvéniles à la mue postopératoire; mais souvent il apparaît d'abord des soies intermédiaires et ce n'est qu'à la seconde exuviation que l'oostégite se bordera définitivement de soies juvéniles. Cette formation de soies intermédiaires n'est pas un processus normal de retour aux soies juvéniles, mais est due probablement à la persistance d'un surplus de facteur dans le sang, comme le montre l'expérience suivante, maintes fois renouvelée: si une femelle est incomplètement castrée avant le début de l'étape D_0 , la quantité de facteur fournie par la portion d'ovaire *in situ* n'est évidemment pas excédentaire et, à la mue postopératoire, les soies des oostégites ont la longueur des soies ovigères normales ou sont un peu plus courtes; si, avant l'étape D_0 de l'intermue suivant, la portion d'ovaire est extirpée, à la mue, on a toujours d'emblée des soies juvéniles. Signalons ici que la production excédentaire d'hormone explique qu'à l'automne beaucoup de femelles après la dernière ponte présentent des soies intermédiaires avant le retour aux soies juvéniles qui persistent tout l'hiver.

Les femelles en période de reproduction, ovariectomisées avant le début de l'étape D_0 , présentent à la mue postopératoire, comme nous venons de le dire, soit des soies juvéniles, soit des soies intermédiaires.

Lorsque l'ovariectomie totale est pratiquée après la fin de l'étape D_0 , à la mue postopératoire, les soies sont toujours ovigères.

Chez 76 femelles, l'ovariectomie est pratiquée au cours de l'étape D_0 , et le jour de l'opération est soigneusement repéré. Le tableau suivant résume les résultats.

NOMBRE DE FEMELLES OVARIECTOMISÉES.	DATE DE L'OVARIECTOMIE (étape D_0).	PREMIÈRE MUE POSTOPÉRATOIRE : NOMBRE DE FEMELLES		
		à soies juvéniles.	à soies intermédiaires.	à soies ovigères.
21	1 ^{er} jour.	10	11	0
16	2 ^e —	4	12	0
15	3 ^e —	3	8	4
15	4 ^e —	0	3	12
9	5 ^e —	0	0	9

L'examen du tableau montre que, lorsque l'ovariectomie intervient au plus tard le deuxième jour de l'étape D_0 , les soies ovigères ne se forment pas. Si elle intervient après le quatrième jour, les soies sont toujours ovigères. Nous retrouvons ainsi la période critique déjà observée après les ovariectomies précédant la première ponte.

Ovariectomie partielle des femelles ovigères. — L'observation des femelles ne possédant plus qu'une portion d'ovaire permet de constater, plus souvent qu'avec des femelles normales, la liaison entre la formation des soies ovigères et la vitellogenèse. En effet, chez une femelle qui ne possède plus qu'une portion d'ovaire, il arrive souvent qu'un intermue se passe sans vitellogenèse ; à la mue, les soies sont alors juvéniles.

4. — EFFET DE LA CASTRATION SUR LA DURÉE DE L'INTERMUE.

Les femelles ovariectomisées ont un intermue plus court que les femelles normales en reproduction : l'intermue des castrats élevés à 24° est sensiblement égal aux deux tiers d'un intermue normal, soit quinze jours au lieu de vingt-deux jours. En fait, cette accélération semble due à l'absence de vitellogenèse. En effet, j'ai pu observer que celle-ci est toujours corrélative d'un allongement de l'intermue : l'intermue précédant la première vitellogenèse chez une jeune femelle est d'environ quinze jours ; l'intermue suivant, qui précède la première ponte et durant lequel a lieu la vitellogenèse, passe brusquement à vingt-deux jours. Si une femelle, placée à 24°, présente un intermue sans vitellogenèse (ce qui est assez rare), cet intermue dure moins de vingt-deux jours, comme chez les femelles castrées. DRACH (1955) a également constaté chez *Leander serratus* que « la vitellogenèse se traduit toujours par un allongement de l'intermue.

III. — Implantation d'ovaires dans les femelles ovariectomisées.

Pour confirmer les résultats de l'ovariectomie, j'ai implanté des ovaires dans des femelles castrées.

1. — TECHNIQUES OPÉRATOIRES.

J'ai utilisé un simple tube en verre dont l'extrémité est coupée en biseau et légèrement polie. Ce tube est maintenu dans un mandrin spécial auquel est adapté un tube de caoutchouc qui permet l'aspiration et l'injection à la bouche.

L'ovaire à implanter est prélevé par dissection ou par la méthode employée pour la castration ; il est déposé dans une goutte d'eau de mer stérilisée et aspiré avec précaution dans le tube fin dont le diamètre intérieur doit être sensiblement égal à celui de l'ovaire. De nombreux essais ont montré que le meilleur endroit pour l'implantation est la cavité péricardiale (fig. 3, pl. I). L'aiguille est introduite entre les tergites 5 et 6, un peu latéralement par rapport à la ligne médio-dorsale. La membrane articulaire qui relie les tergites est facilement percée, et l'implantat est injecté avec précaution dans la cavité péricardiale.

2. — RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX.

J'ai réussi l'implantation d'un ovaire ou d'une portion d'ovaire dans une trentaine de femelles ovariectomisées depuis plusieurs intermues. Les ovocytes en vitellogenèse au moment de l'opération dégénèrent rapidement ; il est possible que la compression provoque leur éclatement. Quel que soit le moment de l'implantation, à la mue postopératoire, les soies restent juvéniles. Au cours de l'intermue suivant, certains ovocytes accomplissent leur vitellogenèse (la figure 3 de la planche I montre un ovaire implanté contenant des ovocytes en vitellogenèse et visibles à travers le tégument). A l'exuviation (deuxième mue postopératoire), les oostégites se bordent de soies ovigères. Les ovocytes mûrs ne peuvent être évacués et dégénèrent. Une nouvelle série d'ovocytes entre à son tour en vitellogenèse. Lorsque dans une portion d'ovaire mûrissent moins de 4 ovocytes, la longueur des soies induites est inférieure à celle des soies ovigères normales. Nous retrouvons encore ici l'infirmité de la « loi du tout ou rien » : une quantité de facteur inférieure à la quantité minimum nécessaire à la formation de soies ovigères normales produit un étirement partiel des matrices trichogènes.

Nos expériences d'implantation confirment que l'ovaire, ou une portion quelconque de l'ovaire, contenant des ovocytes en vitellogenèse élabore un facteur responsable de la formation des soies ovigères.

Cependant, ces expériences n'apportent aucun renseignement sur la période critique. Chez une femelle complètement castrée depuis plusieurs intermues, au début de l'étape D_0 est implanté un ovaire prélevé sur une femelle en reproduction à la même étape. Il est nécessaire d'opérer avec

beaucoup de précaution pour implanter l'ovaire entier sans le comprimer. Les ovocytes ont continué leur vitellogenèse dans l'hôte. Cinq jours après l'opération, l'implantat est enlevé. A la mue postopératoire, les oostégites présentent des soies ovigères de 0,6 mm. Le résultat de cette expérience, que je n'ai malheureusement pu renouveler, est en faveur de la libération d'une hormone au cours de l'étape D_0 .

IV. — Conclusions.

L'observation du cycle normal des soies ovigères montre que la présence de celles-ci est liée à la vitellogenèse. Cette relation peut être envisagée de deux manières : ou bien l'ovaire en vitellogenèse contrôle la formation des soies ovigères, ou bien les deux phénomènes sont déterminés par un même facteur dont la source est située en dehors de la gonade.

Les expériences de castration par irradiation effectuées chez *Gammarus duebeni* par LE ROUX (1933) ont confirmé la relation ci-dessus, mais n'ont apporté aucune donnée en faveur de l'une ou de l'autre des deux hypothèses énoncées, l'irradiation pouvant agir sur d'autres organes que les gonades.

Les ovariectomies et implantations d'ovaires aux castrats que j'ai pu réaliser chez *Orchestia gammarella* montrent que les soies ovigères n'apparaissent jamais en l'absence des gonades et qu'elles se forment chaque fois qu'a lieu la vitellogenèse d'une série d'ovocytes, soit dans l'ovaire entier, soit dans une portion quelconque de celui-ci.

Ainsi de trouve établie la preuve du contrôle de l'ovaire en vitellogenèse sur la présence des soies ovigères, caractère temporaire lié à l'incubation. Ce contrôle est très probablement de nature hormonale : la mise en évidence d'une période critique peut s'interpréter par la libération de l'hormone le troisième ou le quatrième jour de l'étape D_0 de l'intermue. La quantité d'hormone fournie par les deux ovaires est supérieure au minimum nécessaire, et le surplus peut persister dans le sang d'un intermue à l'autre.

Quelle est la source de cette hormone ? Nous avons montré que n'importe quelle portion de la gonade est capable d'induire la formation des soies ovigères. Il s'agit donc d'un tissu réparti uniformément dans la gonade. Or la zone germinative ne contient que des ovogonies et des ovocytes, et le reste de l'ovaire est occupé par les ovocytes en vitellogenèse entourés de leurs follicules. Les cellules folliculeuses apparaissent comme la source la plus probable de l'hormone.

ÉCHALIER (1954) a montré expérimentalement que l'organe Y découvert par GABE (1953) joue un « rôle positif dans le déclenchement de la mue chez les Crustacés Décapodes ». Cet organe commande donc la genèse des soies futures par laquelle débudent sous l'ancienne cuticule les processus constructifs du nouveau tégument. Au niveau des soies des oostégites, quand l'hormone de mue agit seule, il ne se forme que des soies juvéniles.

Quand s'ajoute à son action celle du facteur ovarien, les matrices s'étirent profondément et constituent les soies ovigères. Une quantité de facteur inférieure au minimum nécessaire à la formation de ces dernières induit des soies intermédiaires. Le seuil de sensibilité des matrices varie suivant les oostégites, ceux des deuxièmes gnathopodes correspondant en général au seuil le plus bas.

Un travail récent de LEGRAND (1955) sur le « rôle endocrinien de l'ovaire dans la différenciation des oostégites chez les Crustacés Isopodes terrestres » est venu confirmer les résultats exposés dans ce chapitre et dont j'avais publié l'essentiel dans deux notes préliminaires (1952 et 1953). Chez les Isopodes, rappelons-le, les oostégites eux-mêmes constituent un caractère temporaire lié à l'incubation. LEGRAND a réussi la castration totale de 7 femelles d'*Armadillidium vulgare* ; aucune n'a formé de marsupium. Par contre, « le maintien d'un très petit fragment ovarien ou sa réimplantation après castration entraîne un développement prématuré du marsupium. » Ces résultats contredisent ceux de TAKEWAKI et NAKAMURA (1944) rappelés dans l'introduction et relatifs à la même espèce. Discutant le travail de ces deux auteurs au XIV^e Congrès international de Zoologie (1953), j'avais suggéré que les ovariectomies qu'ils avaient pratiquées n'étaient probablement pas totales.

BALESDENT-MARQUET (1954 et 1955) a aussi étudié récemment le déterminisme des caractères sexuels temporaires chez les Isopodes. Cet auteur a repris la méthode des irradiations aux rayons X, mais en irradiant séparément soit la région postérieure (thorax et abdomen), soit la région antérieure (tête et premier segment thoracique) d'*Asellus aquaticus*. En général, les expériences ont montré la liaison entre la vitellogenèse et l'apparition de la chambre incubatrice. Cependant, l'irradiation du thorax a permis d'observer quelques cas de développement des caractères sexuels périodiques liés à l'incubation en l'absence de ponte ; l'irradiation de la tête de femelles impubères a permis d'obtenir deux pontes sans aucun développement de la chambre incubatrice. Comme je l'ai déjà souligné, les effets de l'irradiation sont trop imprécis pour conduire à des résultats décisifs. Il existe chez les Crustacés, un cycle hormonal contrôlant les phénomènes de reproduction ; on connaît en effet, depuis les travaux de PANOUSE (1943), l'existence des principes gonadotropes, inhibiteurs de la vitellogenèse, élaborés par les pédoncules oculaires. Les cas anormaux rappelés ci-dessus peuvent certainement s'expliquer dans le cadre de tel cycle.

CHAPITRE II

DÉTERMINISME DES CARACTÈRES SEXUELS MALES LA GLANDE ANDROGÈNE

I. — Considérations préliminaires.

Si la castration chirurgicale de la femelle entraîne la disparition des soies ovigères, par contre elle n'affecte ni la croissance ni la régénération des caractères sexuels secondaires permanents : variants sexuels et oostégites, même lorsqu'elle est réalisée chez de jeunes femelles.

Par une technique inspirée de celle utilisée pour l'ovariectomie, j'ai également réalisé la castration des mâles. Une fente latérale est pratiquée sur le septième tergite ; le canal déférent est facilement saisi à l'aide de pinces fines. En tirant doucement, on extrait la vésicule séminale et le testicule. Le canal déférent se rompt au niveau du pincement et son extrémité reste *in situ*. Les mâles castrés survivent et muent normalement. Lors des mues postopératoires, on n'observe de modifications ni de la croissance, ni de la régénération des variants sexuels, même lorsque la gonadectomie est intervenue une ou deux mues seulement après l'apparition des pénis. Les caractères sexuels secondaires permanents mâles et femelles apparaissent donc indépendants des gonades.

Pour poursuivre l'étude du déterminisme des caractères sexuels, j'ai effectué des *implantations de gonades du sexe opposé à celui de l'hôte* (les résultats de ces expériences ont été signalés dans une communication au Congrès de l'A. F. A. S. 1953 et résumés dans une note aux *Comptes rendus*, 1954). Des ovaires prélevés sur des femelles en période de reproduction sont implantés dans des mâles. Or, trois mois plus tard, les ovaires sont complètement transformés en testicules. Par contre, l'implantation de testicules dans des femelles n'est suivie d'aucune modification de l'implantat ni de l'hôte. Ces résultats indiquaient donc que le milieu interne mâle contient un facteur hormonal capable de transformer un ovaire en testicule, mais dont la source doit être recherchée ailleurs que dans les gonades.

Cependant, deux auteurs : DE LATTIN et GROSS, publiaient en 1953 une note affirmant l'existence d'une hormone testiculaire capable d'induire les caractères sexuels secondaires mâles d'*Oniscus asellus*. L'implantation de testicules dans des femelles pubères de cet Oniscoïde masculinise en effet les caractères sexuels secondaires des hôtes. Sept femelles (sur 13 ayant survécu) avaient acquis un pénis et des pléopodes mâles normaux.

Les ovaires ne contenaient plus d'œufs ; chez 2 femelles, ils se prolongeaient en direction caudale, sans liaison avec le pénis. L'opération réciproque : la transplantation d'ovaires dans des mâles, entraîne la mort de ces derniers. Reprenant ces expériences d'implantation testiculaire avec diverses espèces d'Oniscoïdes, LEGRAND (1954, *a*) a confirmé les résultats de DE LATTIN et GROSS. Il a réussi d'autre part (1954 *b*) l'implantation homoplastique et hétéroplastique d'ovaires chez les mâles et n'a pas constaté d'effet léthal. Les caractères sexuels secondaires de l'hôte ne sont pas modifiés. « Les implantats présentent une dégénérescence des ovocytes mais non des cellules folliculaires. Les gonies ne subissent aucune orientation dans le sens mâle. » Les résultats de ces diverses expériences sur les Oniscoïdes démontrent donc l'existence d'une hormone responsable de la différenciation des caractères sexuels secondaires et des tractus mâles, et sécrétée par les testicules, contrairement à ce qui se passe chez *Orchestia gammarella*.

Devant mes propres résultats et ceux obtenus chez les Oniscoïdes, je me demandai s'il n'existait pas un organe endocrine appartenant à l'appareil génital mâle des *Orchestia*, mais qui n'aurait pas été extirpé lors de mes expériences de castration. Dans ces expériences, j'avais laissé *in situ* les extrémités des canaux déférents. Je les examinai et constatai qu'elles portaient chacune une petite formation qui n'avait jamais été signalée chez les Crustacés. L'étude du rôle de ces organes m'a conduite à leur donner le nom de *glandes androgènes*. Les premiers résultats ont été publiés dans une note préliminaire (CHARNIAUX-COTTON, 1954 *b*). J'ai constaté, par la suite, la présence des glandes androgènes chez quelques espèces d'Amphipodes examinées : *O. mediterranea*, *O. platensis*, *Gammarus* (*Marinogammarus*) *marinus* Leach, *Gammarus* (*Rivulogammarus*) *pulex* L.

II. — Morphologie de la glande androgène.

L'appareil génital mâle des Amphipodes est constitué par une paire de tubes indépendants, s'étendant du deuxième au septième somite thoracique

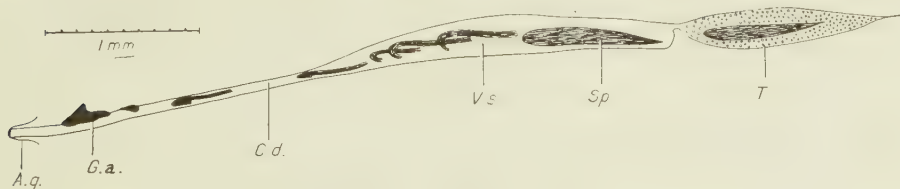


Fig. 11. — *Orchestia gammarella*. Schéma de l'organe génital mâle, avec la glande androgène. — T.: testicule ; Sp.: spermatozoïdes ; V. s.: vésicule séminale ; C. d.: canal déférent ; G. a.: glande androgène ; A. g.: apophyse génitale.

cique et situés immédiatement sous le septum qui délimite la cavité péricardiale, de part et d'autre du tube digestif et au-dessus des cæcums

hépatiques. Il comporte trois parties : les testicules, les vésicules séminales et les canaux déférents ; ces derniers aboutissent aux apophyses génitales



Fig. 12. — *Orchestia gammarella*. Schéma montrant l'emplacement de la glande androgène à la base du coxa du septième péréiopode. — *gl. andr.* : glande androgène ; *c. d.* : canal déférent ; *a. g.* : apophyse génitale ; *s. n.* : chaîne nerveuse.

encore appelées pénis, situées près de la limite postérieure du septième sternite, de part et d'autre de la ligne ventrale (fig. 11). Dans le septième somite, chaque canal déférent se coude presque à angle droit vers l'extérieur, puis contourne les cæcums hépatiques pour descendre vers la région ventrale entre les muscles latéraux. Sa direction n'est pas verticale, mais légèrement oblique vers l'arrière. A la base du septième péréiopode, le canal déférent change à nouveau de direction et se dirige parallèlement au sternite pour aboutir à l'apophyse génitale (voir la projection de ce trajet sur la figure 1 de la planche 2). C'est au niveau de ce deuxième coude qu'est accolée la glande androgène. Sa forme est vaguement celle d'une pyramide dont la base adhère à la surface externe du canal déférent et dont le sommet est dirigé vers l'avant, vers le bas et vers l'extérieur.

Comme le montre la figure 12, représentant une coupe schématique au niveau de l'apophyse génitale, la glande androgène est insérée entre les masses musculaires. La mince membrane conjonctive qui l'entoure s'effile à la pointe en cordon suspenseur.

Sur la figure 13, *b*, est représentée une glande androgène, examinée à l'état frais dans l'eau de mer. Elle est accolée au canal déférent sur une

encore appelées pénis, situées près de la limite postérieure du septième sternite, de part et d'autre de la ligne ventrale (fig. 11).

Dans le septième somite, chaque canal déférent se coude presque à angle droit vers l'extérieur, puis contourne les cæcums hépatiques pour descendre vers la région ventrale entre les muscles latéraux. Sa direction n'est pas verticale, mais légèrement oblique vers l'arrière. A la base du septième péréiopode, le canal déférent change à nouveau de direction et se dirige parallèlement au sternite pour aboutir à l'apo-

physe génitale (voir la projection de ce trajet sur la figure 1 de la planche 2).



Fig. 13. — *Orchestia gammarella*. Glande androgène. — *a.* : coupe transversale ; *b.* : aspect à l'état frais. — *Gl. andr.* : glande androgène ; *C. d.* : canal déférent ; *Sp.* : spermatozoïde ; *Ap. g.* : apophyse génitale.

surface longue et étroite. Il existe presque toujours d'autres formations similaires, mais de plus petites tailles, dont la position sur le canal déférent est antérieure à la formation principale. Cet ensemble glandulaire n'a donc pas une forme absolument définie.

Les dimensions de la glande androgène varient avec celles de l'individu. La figure 13 représente une glande de grande taille. Sa hauteur est de 0,22 mm, la base s'étire sur une longueur de 0,45 mm et son extrémité postérieure est à 0,3 mm environ de la base de l'apophyse génitale.

La glande androgène est constituée par un cordon cellulaire plein, étroitement replié plusieurs fois sur lui-même et dont le diamètre est d'une trentaine de μ ; cette structure est visible sur la figure 13 *b* et sur la figure 4 de la planche 1. Les noyaux, dont le diamètre est de 7 à 8 μ , sont assez périphériques, comme on peut le constater sur la figure 13 *a*, dans la région voisine du canal déférent ; ils sont arrondis et leur nucléole est bien apparent. Le cytoplasme est plus ou moins vacuolaire. D'autre part, les coupes montrent un simple accollement de la glande et du canal déférent ; il n'existe aucune communication anatomique entre ces deux organes.

III. — Implantation de la glande androgène dans des femelles.

Nous avons dit plus haut que l'implantation d'un testicule dans une femelle n'entraîne aucune modification de l'hôte ; il en est de même dans le cas de l'implantation d'une vésicule séminale ou d'une portion du canal déférent dépourvue de formation glandulaire. Par contre, la glande androgène provoque la masculinisation complète des femelles dans lesquelles elle est introduite. Après quelques indications sur les techniques opératoires, j'exposerai les modalités de cette masculinisation.

1. — TECHNIQUES OPÉRATOIRES.

Il faut d'abord prélever la glande androgène. Le procédé le plus simple consiste à arracher une apophyse génitale à l'aide de pinces fines ; en tirant ensuite doucement, il est possible d'extirper le canal déférent avec la glande androgène. Cette dernière n'est pas toujours entière, une portion apicale pouvant rester *in situ*. Néanmoins ce procédé convient, nos expériences ayant montré qu'une partie quelconque de la glande provoque les mêmes effets que l'organe entier.

Il est préférable d'implanter la glande avec la portion du canal déférent à laquelle elle est accolée. En effet, si on tente de l'isoler, on aboutit inmanquablement à sa dilacération. L'implantat est placé dans la cavité péricardiale de la femelle, suivant la technique utilisée pour les ovaires.

2. — ÉVOLUTION DES FEMELLES POURVUES D'UNE GLANDE ANDROGÈNE.

Après l'implantation d'une glande androgène dans une femelle, cependant que les ovaires se transforment plus ou moins vite en testicules, la

masculinisation des caractères sexuels secondaires externes de l'hôte se réalise progressivement lors des mues postopératoires. Le nombre de mues après lesquelles apparaît une modification déterminée est différent selon que l'hôte est pubère ou immature au moment de l'opération. C'est pour-



Fig. 14. — En haut : deuxième gnathopode d'une *Orchestia gammarella* femelle avec son oostégite bordé de soies ovigères ; en bas : deuxième gnathopode d'un mâle adulte.

quoi nous exposerons successivement ces deux cas. Il sera question seulement de l'évolution des variants sexuels dont le développement normal a été étudié dans la première partie de ce travail, c'est-à-dire le propodite (*Pgn2*) et le carpopodite (*Cgn2*) du deuxième gnathopode (fig. 3 et 14), le méropodite (*Mp7*) du septième péréiopode (fig. 4). Mais les autres variants sexuels : certains articles du premier gnathopode, le basis du deuxième gnathopode, le carpopodite du septième péréiopode se masculinisent également.

Évolution des femelles pubères. — Trente et une femelles en activité reproductrice ont reçu une glande androgène au cours de la période *C* d'un intermue. La glande est entière ou privée seulement d'une petite portion apicale. Les résultats sont résumés dans le

tableau XVI. Parmi ces 31 femelles, 27 ont présenté la même succession de modifications.

A la première mue postopératoire, les caractères sexuels ne présentent aucun changement. La vitellogénèse s'est accomplie normalement et la femelle s'accouple et pond.

A la deuxième mue postopératoire, les soies ovigères sont remplacées par des soies juvéniles, la vitellogénèse n'ayant pas eu lieu dans l'intermue précédent. Les gnathopodes de la deuxième paire ont gardé une forme femelle, mais les dimensions du propodite sont un peu plus grandes que la normale.

A la troisième mue postopératoire (fig. 15), le propodite du deuxième



Fig. 15. — Deuxième gnathopode d'une femelle d'*Orchestia gammarella* après la greffe d'une glande androgène. En haut : le propodite a acquis une forme mâle « intermédiaire » ; le carpodite et le basipodite ont gardé la forme femelle. Au milieu : la pince (propodite et dactylopodite) a acquis la forme mâle adulte ; le carpopodite a gardé la forme femelle ; le bord antérieur du basipodite présente encore une forme femelle alors que le bord postérieur présente une forme mâle. En bas : régénérat après amputation entre le coxa et le basis ; tous les articles ont une forme mâle (comparer avec la fig. 14) ; seule, la présence de l'oostégite indique le sexe génétique de l'individu.

gnathopode acquiert une des formes intermédiaires (*ji* ou *i*) présentées par cet article chez les jeunes mâles au cours de son évolution vers la forme adulte (voir chapitre I, deuxième partie).

À la quatrième mue postopératoire, chez 18 femelles, le *Pgn2* a acquis la forme mâle adulte (*a*); chez les 9 autres, cette forme n'est pas encore complètement réalisée.

À la cinquième mue postopératoire, le *Pgn2* de toutes les femelles est de forme mâle adulte (fig. 15). Il n'en est pas de même pour le *Cgn2* : nous reviendrons plus loin sur l'évolution de cet article.

À la sixième et septième mue postopératoire, le méropodite et la carpopodite du septième périopode sont nettement élargis, comme chez les grands mâles (chap. I, deuxième partie).

Neuf femelles sont mortes ou ont été sacrifiées après la cinquième mue, 16 après la sixième, enfin 2 après la septième.

Comme on peut le voir sur le tableau XVI, certaines femelles présentent une évolution différente de celle décrite ci-dessus.

TABLEAU XVI. — IMPLANTATION DE LA GLANDE ANDROGÈNE DANS DES FEMELLES OVIGÈRES AVANT L'ÉTAPE *D*₀.

ÉVOLUTION DES FEMELLES LORS DES MUES POSTOPÉRATOIRES.

Dans chaque colonne sont indiquées : à gauche, la nature des soies portées par les ostégites (*j*, juvéniles ; *o*, ovigères) ; à droite, la forme du propodite du deuxième gnathopode accompagnée du nombre d'animaux, s'il y a lieu.

NOMBRE D'OPÉRÉS.	1 ^{re} MUE p. o.	2 ^e MUE p. o.	3 ^e MUE p. o.	4 ^e MUE p. o.	5 ^e MUE p. o.	6 ^e MUE p. o.
1	<i>j</i> ♀	<i>j</i> <i>ji</i>	<i>j</i> <i>ia</i>	<i>j</i> <i>a</i>		
27	<i>o</i> ♀	<i>j</i> > ♀	<i>j</i> <i>ji</i> (21) <i>i</i> (6)	<i>j</i> <i>ia</i> (9) <i>a</i> (18)	<i>j</i> <i>a</i> Chez 2 anim. 1 pénis à g.	Surviv. : 18. Chez 2 anim. 1 pénis à g.
1	<i>o</i> ♀	<i>o</i> > ♀	<i>j</i> <i>n</i>	<i>j</i> <i>ia</i>	<i>j</i> <i>a</i>	
2	<i>o</i> ♀	<i>o</i> ♀	<i>o</i> ♀	<i>j</i> > ♀	<i>j</i> <i>ji</i>	<i>j</i> <i>a</i>

Chez une femelle (première ligne du tableau XVI), la vitellogenèse n'a pas eu lieu après l'implantation, et, dès la première mue postopératoire, les soies ovigères sont remplacées par des soies juvéniles ; le *Pgn2* acquiert la forme mâle adulte à la quatrième mue postopératoire. Chez d'autres femelles, au contraire, deux ou trois vitellogenèses ont eu lieu après l'implantation, et les soies ovigères ont disparu seulement à la troi-

sième ou quatrième mue (deux dernières lignes). Il est fort probable que la masculinisation tardive de ces quelques femelles trouve son explication dans une sécrétion anormalement faible de l'hormone. Dans mes expériences, j'implante toujours soit une glande entière, soit une glande dépourvue seulement de sa portion apicale. Mais il peut arriver qu'une partie de l'implantat ressorte au moment de l'opération. Si la portion de glande restée dans la cavité péricardiale de l'hôte est très petite, le minimum efficace d'hormone sera atteint dans l'organisme après un laps de temps plus long que dans les cas d'implantation de glande entière ou presque entière.

Le moment de l'implantation par rapport à l'étape D_0 de l'intermue intervient aussi dans le déroulement des modifications. Lorsque l'implantation est faite après l'étape D_0 , le plus souvent les processus de masculinisation sont retardés d'un intermue par rapport à ceux qui se déroulent chez les femelles ayant reçu la glande avant l'étape D_0 . En effet, 8 femelles pubères ont reçu chacune une glande androgène au cours de l'étape D_0 (tableau XVII). Deux seulement parmi ces femelles ont évolué exactement comme les 27 ayant reçu la glande androgène au cours de la période C . Par contre, chez 5 autres, l'apparition des soies juvéniles et la masculinisation des gnathopodes ont lieu un intermue plus tard.

TABLEAU XVII. — IMPLANTATION DE LA GLANDE ANDROGÈNE DANS DES FEMELLES OVIGÈRES AU COURS DE L'ÉTAPE D_0 .

ÉVOLUTION DES FEMELLES LORS DES MUES POSTOPÉRATOIRES.

Dans chaque colonne sont indiqués : à gauche, la nature des soies portées par les oostégites (j , juvéniles ; o , ovigères) ; à droite, la forme du propodite du deuxième gnathopode et le nombre d'animaux survivants (s'il y a eu mortalité).

NOMBRE D'OPÉRÉS.	1 ^{re} MUE p. o.	2 ^e MUE p. o.	3 ^e MUE p. o.	4 ^e MUE p. o.	5 ^e MUE p. o.	6 ^e MUE p. o.
2	o ♀	j > ♀	j ji	a		
5	o ♀	o ♀	j > ♀	j i Chez 1 anim. 1 pénis à dr.	j a	3
1	o ♀	o > ♀	o ji	j ia	j ia	

Enfin une femelle mérite de retenir l'attention. En effet, chez toutes celles qui ont reçu une glande androgène, c'est seulement lors de la mue où les soies ovigères sont remplacées par des soies juvéniles que le $Pgn2$ apparaît plus grand que la normale. Or, chez cette femelle, la vitellogenèse a continué alors que le deuxième gnathopode évoluait déjà vers la forme

mâle adulte ; c'est ainsi qu'à la troisième mue postopératoire, bien que le deuxième gnathopode présente une forme *ji*, une ponte a lieu, qui est d'ailleurs la dernière. Ainsi les effets de la glande androgène sur les ovaires et sur les variants sexuels ne sont pas nécessairement simultanés.

Évolution des femelles immatures. — Quinze femelles n'ayant pas encore pondu ont reçu une glande androgène. Sept d'entre elles devaient effectuer leur première ponte à la mue suivante (les femelles récoltées à Roscoff et élevées à une température de 20° environ effectuent leur première ponte à la douzième mue). Les 8 autres, au moment de l'implantation, devaient encore muer deux ou trois fois avant leur première ponte.

TABEAU XVIII. — IMPLANTATION DE LA GLANDE ANDROGÈNE DANS DES FEMELLES IMMATURES.

ÉVOLUTION DES FEMELLES LORS DES MUES POSTOPÉRATOIRES.

Mêmes indications que sur le tableau précédent ; *N* : nombre d'opérés.

	N	1 ^{re} m. p. o.	2 ^e m. p. o.	3 ^e m. p. o.	4 ^e m. p. o.	5 ^e m. p. o.	6 ^e m. p. o.	7 ^e m. p. o.
IMPLANTATION, INTERMUE PRÉCÉDANT LA 1 ^{re} PONTE.	2	<i>j</i>	<i>+</i>	<i>+</i>	<i>>+</i>	<i>>+</i>	<i>ji</i>	<i>i</i> Chez 1 anim. 1 pénis à g.
	2	<i>j</i>	<i>j</i>	<i>j</i>	<i>ji</i>			
	<i>D₀</i>	<i>o</i>	<i>j</i>	<i>j</i>	<i>j</i>	<i>j</i>	<i>i</i>	
	3					<i>ji</i>	<i>ia</i>	
IMPLANTATION PLUSIEURS MUES AVANT LA 1 ^{re} PONTE.	2	<i>j</i>	<i>o</i>	<i>j</i>	<i>j</i>	<i>j</i>	<i>ji</i>	<i>i</i>
		<i>+</i>	<i>+</i>	<i>>+</i>	<i>>+</i>	<i>ji</i>		<i>a</i> Chez 1 anim. 2 pénis.
	3	<i>j</i>	<i>j</i>	<i>o</i>	<i>o</i>	<i>j</i>	<i>j</i>	2
	3	<i>j</i>	<i>j</i>	<i>o</i>	<i>j</i>	<i>j</i>	<i>j</i>	2
			<i>+</i>	<i>+</i>	<i>>+</i>	<i>ji</i>		<i>a</i> Chez 2 anim. 1 pénis dr.

Les 7 femelles devant pondre à la mue suivante ont donc reçu la glande androgène au cours de leur première vitellogenèse. Pour 4 d'entre elles, l'implantation est faite au début de l'intermue et, pour les 3 autres, elle est faite pendant l'étape D_0 . Chez les premières, la vitellogenèse est immédiatement arrêtée et, à la première mue postopératoire, les soies des oostégites restent juvéniles ; le propodite du deuxième gnathopode évolue vers la forme mâle au cours des mues postopératoires comme l'indique le tableau XVIII. Chez les 3 femelles ayant reçu la glande pendant l'étape D_0 , c'est-à-dire alors que la vitellogenèse était déjà avancée, celle-ci s'est poursuivie normalement ; les soies ovigères sont donc apparues à la mue postopératoire et la ponte a eu lieu. Ensuite la vitellogenèse a été inhibée, et les gnathopodes ont évolué vers la forme mâle adulte.

Les 8 femelles ayant reçu l'implantat alors qu'elles avaient encore 2 ou 3 mues à effectuer avant leur première ponte présentent une évolution assez inattendue. En effet, la première ponte a lieu normalement, et le deuxième gnathopode reste femelle. C'est seulement après cette ponte, ou même après une deuxième ponte, que la vitellogenèse est inhibée et que le gnathopode se masculinise. Le tableau XVIII résume les divers cas observés.

Donc les femelles immatures encore loin de leur première ponte ne subissent pas l'action de la glande androgène ; c'est seulement après la première ponte qu'elles se masculinisent (1).

Évolution des femelles castrées. — J'ai pratiqué des implantations de glandes androgènes chez 5 femelles dont les ovaires avaient été préalablement extirpés ; leurs oostégites sont évidemment déjà bordés de soies juvéniles. Leurs variants sexuels se masculinisent comme ceux des femelles normales. Je n'ai pas multiplié ces expériences ; mais elles sont intéressantes puisqu'elles apportent la preuve de l'action directe de la glande androgène sur les variants sexuels. En effet, elles écartent l'hypothèse suivante : la glande n'agirait que sur les ovaires en les transformant en testicules, et ce serait ceux-ci qui provoqueraient l'apparition des caractères sexuels secondaires mâles ; à vrai dire, cette hypothèse était déjà infirmée par l'inactivité des testicules implantés dans des femelles.

Croissance et régénération des oostégites chez les femelles masculinisées. — Cette croissance se poursuit normalement. Après amputation, les oostégites régénèrent. Il apparaît donc que la glande androgène n'inhibe pas la croissance et la régénération des oostégites.

Intermue des femelles masculinisées. — L'intermue des femelles normales en période de reproduction est d'une durée de vingt-deux jours,

(1) Des expériences plus récentes ont montré qu'il est possible d'obtenir la masculinisation de l'appareil génital et des variants sexuels d'une femelle immature en implantant non pas une mais deux glandes androgènes. Ainsi, il apparaît que la masculinisation d'une femelle immature nécessite plus d'hormone mâle que celle d'une femelle pubère.

avec une variation possible de un ou deux jours au plus. Après l'implantation d'une glande androgène, la durée de l'intermue devient sensiblement égale à celle des mâles adultes normaux : vingt-cinq à trente jours, selon la taille.

3. — COMPARAISON DES VARIANTS SEXUELS CHEZ LES FEMELLES MASCULINISÉES ET CHEZ LES INDIVIDUS NORMAUX.

Après avoir exposé l'évolution des femelles au cours des mues succédant à l'implantation d'une glande androgène, je voudrais traiter plus spécialement de la morphologie, de la biométrie et de la régénération de leurs variants sexuels.



Fig. 16. — Pinça et carpopodite d'une femelle d'*Orchestia gammarella* masculinisée. La morphologie de la pinça est exactement celle d'une pinça de mâle adulte (comparer avec la fig. 3, a) ; Le carpopodite a gardé la forme femelle, mais l'ornementation épicuticulaire du lobe postérieur a disparu, comme chez les mâles normaux adultes.

Morphologie du deuxième gnathopode. —

Comme nous l'avons dit plus haut, après l'implantation d'une glande androgène, le propodite du deuxième gnathopode de la femelle évolue vers la forme mâle, en général en 3 mues. Il présente d'abord une longueur relative plus grande que celle du propodite des femelles normales ; il acquiert, à la mue suivante, une forme intermédiaire et enfin la forme mâle adulte (fig. 15). Cette évolution rappelle celle observée au cours du développement des mâles normaux, puisque, chez ces derniers, le *Pgn2* passe de la forme juvénile à la forme adulte également en 3 mues et en présentant deux formes intermédiaires.

Tous les détails morphologiques de la pince mâle normale sont présents chez la femelle masculinisée, comme le montre la comparaison des figures 3 et 14 avec les figures 15 et 16.

Par contre, le carpopodite de la femelle masculinisée est différent de celui du mâle adulte. Il est beaucoup plus grand que ce dernier et a gardé la forme femelle, caractérisée par la présence d'un lobe postérieur ; mais ce lobe a perdu l'ornementation épicuticulaire qu'il possède chez les femelles. Nous savons que, dans son évolution de la forme juvénile à la forme adulte (voir fig. 3), le carpopodite des

mâles se raccourcit en même temps que la zone à ornementation épicuticulaire rétrécit, puis disparaît. Chez les femelles ayant reçu une glande androgène, la zone à ornementation disparaît également, mais le carpopodite ne diminue pas de longueur et son contour reste du type femelle (fig. 16).

La forme du basis du deuxième gnathopode des mâles est différente de celle de cet article chez les femelles, comme le montre la figure 14 : le bord antérieur est convexe chez la femelle alors qu'il est rectiligne chez le mâle ; le bord postérieur est droit chez la femelle et présente un angle chez le mâle. La figure 15 montre que la forme du basis de la femelle masculinisée tend à se rapprocher de la forme mâle.

Biométrie du deuxième gnathopode. — Trente-quatre mesures du propodite et du carpopodite du deuxième gnathopode ont été faites sur des femelles masculinisées lors de mues postopératoires de rangs divers à partir de la deuxième mue ; une seule femelle a été mesurée dès la première mue. Comme pour l'étude de la croissance des variants sexuels chez les mâles normaux, les longueurs du *Pgn2* et du *Cgn2* sont portées, en fonction du basis du troisième péréiopode (*Bp3*), sur un graphique construit en coordonnées logarithmiques (graph. 13). Lorsque, chez un même individu, des mesures ont été faites lors de deux mues postopératoires, les deux points représentatifs de ces mesures pour un même article sont réunis par un trait et le rang des mues postopératoires est indiqué par un chiffre. Si le *Pgn2* présente encore une forme voisine de la forme femelle, il est figuré par un point ; quand il présente une forme mâle intermédiaire, il est figuré par un petit cercle ; enfin, les *Pgn2* de forme mâle adulte sont représentés par un point.

L'examen des points figuratifs de la longueur du *Pgn2* des femelles masculinisées montre que la croissance de cet article est rapide. Les pentes des trois droites relatives à des croissances individuelles sont sensiblement supérieures à celle de la droite figurative de la croissance normale durant l'étape intermédiaire. *Ainsi une glande androgène déclenche chez une femelle une croissance du deuxième gnathopode comparable à la croissance mâle durant l'étape intermédiaire.* Comme l'indiquent les deux points relatifs à une septième mue post-opératoire, le *Pgn2* tend à acquérir la dimension relative qu'il présente chez les mâles adultes.

Chez les mâles normaux, le carpopodite du deuxième gnathopode se raccourcit durant l'étape intermédiaire de la croissance ; or, chez les femelles masculinisées, cet article ne présente pas ce raccourcissement. Les points figuratifs de sa longueur se groupent autour de la droite représentative de la croissance du *Cgn2* chez les femelles normales. Le carpopodite du deuxième gnathopode des femelles masculinisées continue donc à grandir selon la loi de croissance femelle. Quelques points sont cependant au-dessous de la droite des femelles ; les trois croissances individuelles indiquent d'ailleurs que l'article peut subir un léger raccourcissement. Ainsi le *Cgn2* des femelles masculinisées apparaît incapable de diminuer de longueur et d'atteindre la dimension qu'il présente chez les mâles normaux. Il faut souligner que, lorsque la masculinisation des femelles débute à la mue suivant la première ponte, le *Cgn2* mesure alors 0,77 mm environ, alors que chez les mâles cet article mesure au plus 0,48 mm avant de raccourcir.



Graphique 13. — Femelles d'*Orchestia gammarella* masculinisées. — Longueur du propodite *Pgn2* et du carpopodite *Cgn2* du deuxième gnathopode en fonction de la longueur du basis du troisième péréopode *Bp3* lors des mues succédant à l'implantation d'une glande androgène. ● : deuxième gnathopode de forme juvénile et adulte ; ○ : deuxième gnathopode de forme intermédiaire. Les chiffres indiquent le nombre de mues effectuées depuis l'implantation. Les courbes représentatives de la croissance normale du *Pgn2* et du *Cgn2* des mâles et des femelles de *Bloscon* sont tracées sur le graphique.

Régénération du deuxième gnathopode. — La régénération du deuxième gnathopode des femelles masculinisées présente les mêmes modalités et les mêmes lois quantitatives que celle du deuxième gnathopode des mâles normaux (deuxième partie, chap. III) : le régénérat se différencie sous une

forme juvénile, puis il évolue vers la forme mâle adulte en passant par les formes intermédiaires.

Soulignons que le deuxième gnathopode régénéré chez une femelle masculinisée possède un *Cgn2* de forme et de longueur normales, à l'inverse du gnathopode non amputé. Ce fait se comprend aisément, le *Cgn2* s'étant constitué *de novo*. La figure 15 montre un deuxième gnathopode régénéré chez une femelle masculinisée, après amputation entre le coxa et le basis. La morphologie et les dimensions relatives de tous les articles sont celles d'un gnathopode mâle normal : le coxa porte un oostégite, seul témoin du sexe initial de l'individu.

Morphologie et biométrie du septième péréiopode. — Rappelons que la croissance de la largeur du méropodite du septième péréiopode obéit d'abord à une loi de simple allométrie, identique chez les femelles et les mâles normaux. Chez ces derniers, elle s'accélère brusquement à partir de la troisième mue succédant à l'acquisition de la forme adulte par les gnathopodes ; les mâles (de la population de Bloscon) ont alors une longueur de référence (*Bp3*) égale à environ 1,65 mm.

Chez les femelles ayant reçu une glande androgène, tant que les gnathopodes n'ont pas acquis la forme mâle adulte, le *Mp7* continue de grandir selon la loi de croissance des femelles, même si la longueur de référence de l'individu est supérieure à 1,65 mm. L'accélération de la croissance du *Mp7* débute seulement après l'acquisition de la forme mâle adulte par les gnathopodes, en général dès la mue suivante.

Ces résultats confirment l'existence d'un seuil de sensibilité du *Mp7* à l'hormone androgène plus élevé que celui du deuxième gnathopode comme nous l'avions déjà supposé pour expliquer les modalités de la croissance des variants sexuels chez les mâles normaux (deuxième partie, chap. I). En effet, il faut que l'hormone androgène ait cessé d'agir sur le deuxième gnathopode pour que sa teneur dans le sang puisse atteindre le seuil de sensibilité du *Mp7*.

4. — APPAREIL GÉNITAL DES FEMELLES MASCULINISÉES.

Chez toutes les femelles pourvues d'une glande androgène, après l'inhibition de la vitellogenèse, les ovaires subissent une évolution rapide vers la structure testiculaire ; trois intermues plus tard, les gonades de certaines femelles contiennent déjà des spermatozoïdes.

Avant d'étudier cette inversion, je rappellerai brièvement la structure normale des gonades chez *O. gammarella*. La morphologie est assez semblable dans les deux sexes : elle est simple et tubulaire. L'appareil génital femelle occupe la même position que l'appareil génital mâle, qui a déjà été décrit au début de ce chapitre. L'oviducte, entièrement contenu dans le cinquième segment, débouche à la base du cinquième péréiopode.

La structure histologique reste la même tout le long de la gonade et est

très comparable d'un sexe à l'autre. Le Roux affirme que l'évolution des éléments sexuels mâles chez *Gammarus duebeni* s'effectue de l'extrémité



ovd

Fig. 17. — *Orchestia gammarella* femelle en période de reproduction. Schéma de l'ovaire à la période D du cycle d'intermue. — ovd. : oviducte ; oog. : ovogonies.

antérieure vers la région postérieure du testicule. J'ai observé, au contraire, que, dans le testicule comme dans l'ovaire d'*O. gammarella*, la zone germinative forme une bande uniforme et étroite tout le long de la gonade, du côté interne (fig. 17). En coupe transversale, à n'importe quel niveau (fig. 18, 19), la gamétogenèse s'effectue



Fig. 18. — *Orchestia gammarella* femelle en période de reproduction. Coupe transversale de l'ovaire à l'étape D du cycle d'intermue. — oog. : ovogonies ; oo. : ovocyte en vitellogenèse ; c. f. : cellule folliculeuse.

tue de la zone germinative vers le centre de la gonade. Le testicule présente un épithélium caractéristique formé de grandes cellules à gros noyaux et à vacuoles remplies d'un mucus qui agglutine les spermatozoïdes.

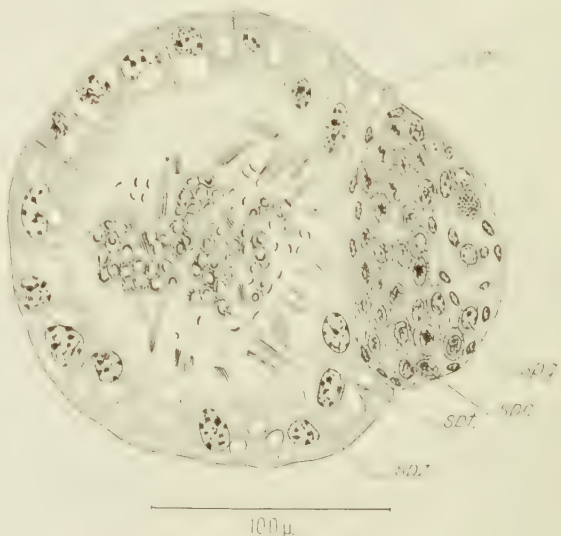


Fig. 19. — *Orchestia gammarella* mâle. Coupe transversale du testicule. — Spg. : spermatogonie ; Spc. : spermatocyte ; Spt. : spermatide ; Spz. : spermatozoïde ; c. m. : cellule sécrétrice de mucus.

R. DAVID (1936) a décrit l'hermaphroditisme rudimentaire présenté par la gonade mâle de certaines espèces de *Talitridæ* et qui consiste en la présence d'une ampoule ovarienne à l'extrémité du testicule. Cet auteur affirme que les *O. gammarella* mâles récoltés près de Wimereux ont des testicules normaux, mais que les mâles récoltés près de Banyuls présentent cet hermaphroditisme dans une proportion de 50 p. 100. J'ai fait de nombreuses dissections d'*O. gammarella* des environs de Roscoff et de Banyuls et je n'ai observé d'ampoules ovariennes chez les mâles que très exceptionnellement. La gonade des femelles est toujours normale.

Structure des gonades chez les femelles masculinisées. — Lorsque les gonades des femelles opérées contiennent des spermatozoïdes, ceux-ci sont visibles par transparence. Les spermatozoïdes des *Orchestia* ont, en

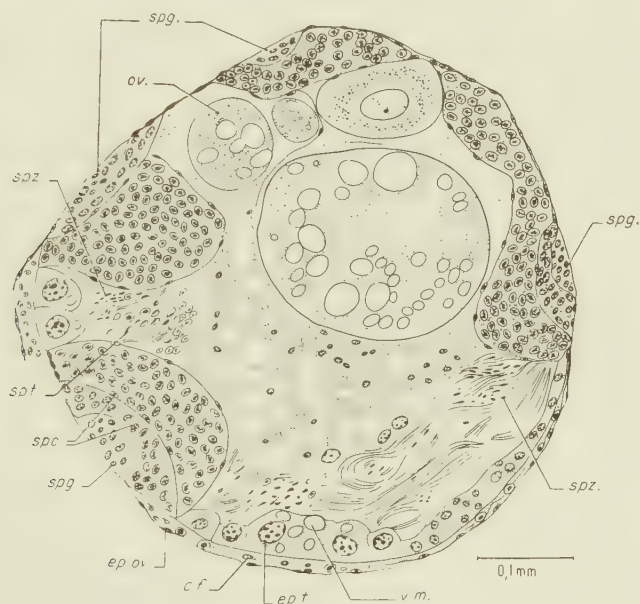


Fig. 20. — *Orchestia gammarella*. Femelle masculinisée : coupe transversale dans la région antérieure de la gonade. La femelle était en période de reproduction au moment de l'implantation de la glande androgène. La fixation de la gonade a été faite après la cinquième mue postopératoire. — *spg.* : spermatogonies ; *spc.* : spermatocytes ; *spt.* : spermatides ; *spz.* : spermatozoïdes ; *ov.* : ovocyte en dégénérescence ; *ep. t.* : épithélium testiculaire ; *v. m.* : vacuole à mucus (agglutine les spermatozoïdes) ; *c. f.* : cellules folliculaires en voie d'exfoliation ; *ep. ov.* : épithélium ovarien.

effet, de très longues queues agglomérées en paquets de couleur blanc nacré.

Sur coupes longitudinales (fig. 5 et 6, pl. I) et transversales (fig. 20), on observe de vastes zones de spermatogenèse, non seulement à l'emplacement de la bande germinative de l'ovaire, mais en d'autres régions de la périphérie de la gonade. Dans chacune de ces zones, les éléments germi-

naux ont une disposition semblable à celle qu'ils présentent dans le testicule : un cordon longitudinal de spermatogonies à demi entouré d'une couche épaisse de spermatocytes. Les spermatides et les spermatozoïdes envahissent la région centrale de la gonade. Les ovocytes subissent une involution progressive : ainsi, sur la figure 20 et les figures 5, 6, 7 de la planche I, ils apparaissent manifestement en voie de lyse. Vers la sixième mue après l'inhibition de la vitellogenèse, les ovocytes ont en général complètement disparu. Les espaces de la gonade dépourvus d'éléments germinaux sont remplis d'un tissu conjonctif lâche, à aspect alvéolaire. Entre les zones germinatives se différencie un épithélium testiculaire dont les grandes cellules présentent des vacuoles remplies du mucus agglomérateur des spermatozoïdes. Cet épithélium apparaît surmonté d'amas de cellules qui semblent s'exfolier : il s'agit manifestement de l'élimination de cellules folliculeuses à l'extérieur de la gonade.

Apparition des tractus mâles. — La masculinisation des femelles ne s'arrête pas à la transformation des ovaires en testicules, mais se poursuit jusqu'à l'apparition des canaux déférents.

La région délimitée, en haut, par le septum péricardial, en bas, par le tube digestif et, latéralement, par les côtés internes des gonades est remplie par un tissu mésenchymateux. C'est dans ce tissu, près du bord interne de la région postérieure de chaque ovaire, que se différencient les tractus mâles (fig. 2 et 3 de la planche II). Comme je l'ai déjà rappelé (p. 524), le trajet du canal déférent est assez complexe ; le tracé en pointillé sur la figure 1 de la planche II en représente la projection sur une coupe faite dans le septième segment thoracique. Le canal déférent, induit chez la femelle, suit le trajet normal. La portion horizontale qui va de l'extrémité de l'ovaire à la région latérale du septième segment ne se différencie pas sur place à partir d'un tissu mésenchymateux, car il n'en existe pas sur ce parcours. Cette portion doit donc se former par le développement du bourgeon constitué près de l'extrémité postérieure de l'ovaire. Lorsque ce tractus parvient au contact du mésenchyme de la région ventrale, c'est aux dépens de ce dernier que se poursuit sa différenciation. Ce processus est bien visible sur les figures 4 et 5 de la planche II. Enfin le canal déférent arrive au niveau de l'épithélium du septième sternite et une apophyse génitale se forme. Cette dernière est probablement induite par le canal déférent, puisqu'elle ne se forme que lorsque le tractus mâle entre en contact avec l'épithélium situé à son emplacement.

L'apparition d'un pénis indique le moment où la différenciation du canal déférent est achevée. Comme l'indiquent les tableaux XVI, XVII, XVIII, le nombre de mues qui séparent cette apparition de l'inhibition de la vitellogenèse est variable. Parmi les femelles ayant reçu une glande androgène en période de reproduction, 2 ont acquis un pénis à la quatrième mue suivant cette inhibition et 2 autres après la cinquième (tableau XVI) ; enfin une femelle a acquis un pénis remarquablement tôt : dès la deuxième mue (tableau XVII). Les femelles opérées avant leur première ponte donnent des résultats semblables : troisième mue après l'inhibition de la

vitellogenèse, 2 cas ; cinquième mue, 1 cas ; sixième mue, 1 cas.

Un canal déférent induit peut être extrait par dissection, ce qui prouve son individualisation ; ainsi, celui dont la figure 6 de la planche II représente une coupe longitudinale a été extirpé avec la gonade. Cependant il n'acquiert pas de lumière continue et reste formé d'un tissu à structure alvéolaire semblable au mésenchyme aux dépens duquel il s'est différencié. Ce tissu est toutefois moins lâche et contient des noyaux plus rapprochés que le mésenchyme. Il est remarquable de constater qu'une sécrétion abondante, et qui est très probablement du mucus agglomérateur des spermatozoïdes, emplit les interstices du tractus mâle induit et apparaît dès le début de la différenciation. Cependant, il n'y a jamais de spermatozoïdes dans le canal déférent, non seulement parce qu'il ne possède pas de lumière continue, mais aussi parce qu'il n'y a pas de communication entre lui et la gonade. En effet, apparu en dehors de l'extrémité postérieure de cette dernière, comme nous l'avons exposé plus haut, le tractus ne dépasse pas dans sa relation avec la gonade le stade du simple accollement : l'appareil génital mâle induit chez la femelle par la glande androgène n'est donc pas fonctionnel. Ceci trouve probablement son explication dans le fait que le canal déférent se différencie chez la femelle à partir du mésenchyme voisin de la gonade alors que chez un mâle cet organe provient du développement de l'extrémité postérieure de la gonade indifférenciée.

Comportement sexuel des femelles masculinisées. — Les femelles masculinisées ont un comportement de mâles. Quelques intermues après l'implantation de la glande androgène, elles sont capables de reconnaître les femelles sur le point de pondre. Elles s'apparient avec ces dernières et se livrent aux manœuvres habituelles décrites dans la première partie.

5. — IMPLANTATIONS HÉTÉROPLASTIQUES.

Des glandes androgènes, prélevées sur une espèce voisine : *Orchestia platensis*, ont été implantées dans 3 femelles d'*O. gammarella*. Ces dernières se sont maculinisées suivant les modalités déjà décrites. Pour ces deux espèces, l'hormone androgène n'est donc pas spécifique. Il serait intéressant de faire des implantations hétéroplastiques à partir d'espèces plus éloignées.

IV. — Implantation d'ovaires dans des mâles.

J'ai implanté, dans des mâles, des ovaires prélevés sur des femelles en reproduction. Environ trois mois après l'opération, les ovaires sont transformés en testicules et contiennent des spermatozoïdes. Ils présentent le même aspect que ceux des femelles masculinisées. Si seulement une portion

d'ovaire a été implantée, elle se cicatrise, et son évolution est la même que celle d'un ovaire entier. Lorsque les mâles sont privés de leurs testicules, mais possèdent encore leurs glandes androgènes, les résultats sont les mêmes.

Par contre, lorsque les glandes androgènes sont complètement extirpées, les ovaires implantés ne sont pas inversés : la présence ou l'absence des testicules n'intervient pas.

Les résultats de ces expériences démontrent que les glandes androgènes sont la source exclusive d'une hormone capable d'induire la différenciation des caractères primaires mâles.

V. — Ablation des glandes androgènes.

Puisque la glande androgène induit chez une femelle les caractères sexuels mâles, ces mêmes caractères doivent être affectés chez le mâle après résection complète des deux glandes.

1. — TECHNIQUE OPÉRATOIRE.

La résection complète de la paire de glandes androgènes est extrêmement difficile à réaliser. Je n'ai pu mettre au point d'autre méthode que celle déjà décrite (p. 525) et qui consiste à arracher les apophyses génitales : en tirant ensuite doucement, le canal déférent est extrait avec sa glande androgène. On procède alors de même pour l'autre glande, les deux opérations pouvant être faites l'une immédiatement après l'autre. Par examen *in toto*, l'intégrité de la glande est vérifiée au microscope. La glande se rompt en effet très facilement et une portion apicale plus ou moins grande peut rester *in situ* : il est alors malheureusement impossible de l'extraire.

La mortalité après l'arrachement des apophyses génitales et la résection des gonades dépassait 50 p. 100 dans les premières opérations : mais je suis parvenue ensuite à la réduire à un ou deux morts pour une dizaine d'opérés. Malheureusement le taux de réussite de la résection complète des deux glandes est très faible : environ 10 p. 100. Sur 150 mâles ayant survécu à l'extirpation de leurs glandes, je n'ai obtenu que 12 ablations complètes des glandes androgènes. Il est intéressant de comparer des mâles privés de leurs glandes androgènes, mais ayant encore leurs testicules, avec des mâles dont tout l'appareil génital a été enlevé. Aussi, dans certaines résections des glandes, j'ai laissé en place soit un testicule, soit les deux.

2. — ÉVOLUTION DES MÂLES APRÈS ABLATION TOTALE DES GLANDES ANDROGÈNES.

L'extirpation complète des glandes androgènes a été pratiquée chez 12 mâles adultes au cours de la période C de l'intermue.

Aux mues postopératoires, la forme des caractères sexuels secondaires n'est pas modifiée ; seuls les pénis sont absents et ne régénèrent pas. J'ai donc dû faire appel à la régénération des variants sexuels pour étudier les effets de l'ablation totale des glandes androgènes.

Morphologie des régénérats des variants sexuels. L'étude de la régénération du deuxième gnathopode chez les mâles adultes normaux (deuxième partie, chapitre III) montre que le régénérat se différencie toujours sous la forme et avec les dimensions relatives du gnathopode juvénile, puis évolue vers la forme adulte. Quand l'amputation entre le basis et l'ischiopodite est intervenue au début de l'intermue et que ce dernier est suffisamment long (mâles dont le *Bp3* est supérieur à 1,70 mm. l'intermue est alors d'une trentaine de jours), le régénérat présente une forme adulte dès la mue postopératoire.

Deux ou trois jours après la mue succédant à la résection complète des glandes androgènes, un gnathopode de la deuxième paire est amputé entre le basis et l'ischiopodite. A la mue suivante, *il régénère sous la forme d'un gnathopode femelle ou indifférencié* (ces deux formes sont semblables) et conserve définitivement cette forme. Deux des mâles opérés ont survécu jusqu'à la sixième mue post-opératoire, et le gnathopode régénéré est resté de forme femelle.

Le méropodite et le carpopodite du septième péréiopode sont larges chez les mâles adultes ; après l'ablation des glandes androgènes, ces articles ne diminuent pas de largeur ; mais, si on les ampute, leurs régénérats ne s'élargissent pas au cours des mues postopératoires et gardent une forme femelle.

Les résultats obtenus sont les mêmes, que les testicules soient restés ou non dans le mâle opéré.

Ainsi, chez les mâles complètement privés de leurs glandes androgènes, les régénérats des variants sexuels gardent une forme femelle.

Biométrie des régénérats des variants sexuels. J'ai mesuré 9 régénérats de deuxième gnathopode chez des mâles complètement privés de leurs glandes androgènes. Les dimensions du propodite et du carpopodite régénérés sont étudiées relativement à l'ischiopodite, comme dans l'étude quantitative de la régénération chez les mâles normaux. Les points représentatifs du *Cgn2* se placent sur la droite relative aux femelles (indifférenciés). Les points représentatifs du *Pgn2* se placent entre la droite relative aux femelles et le prolongement de la droite relative aux mâles juvéniles.

Ainsi, par rapport à l'ischiopodite, le régénérat du deuxième gnathopode des mâles privés de leurs glandes androgènes présente un propodite un peu plus grand que celui des femelles et un carpopodite de dimension femelle normale.

Morphologie et biométrie des variants sexuels non amputés. - Comme nous l'avons déjà dit, les variants sexuels non amputés gardent leur forme

mâle, mais leur croissance est modifiée. Les points représentatifs de la longueur du *Pgn2* lors des mues postopératoires se placent au-dessous de la courbe de croissance normale.

L'élargissement rapide du *Mp1* est stoppé, et la croissance de cet article reprend l'allure commune aux mâles et aux femelles qu'elle présente avant l'étape postpubérale.

3. — ÉVOLUTION DES MÂLES APRÈS ABLATION PARTIELLE DES GLANDES ANDROGÈNES.

Évolution des régénérats des variants sexuels. — J'ai obtenu de nombreuses résections partielles des glandes androgènes, puisque les tentatives de résection complète échouent le plus souvent.

Lorsqu'une portion de glande androgène, même très petite, est restée dans l'opéré, les gnathopodes amputés se reforment suivant les modalités de la régénération chez les mâles normaux.

J'ai observé quelques cas particuliers intéressants : le régénérat du deuxième gnathopode a présenté une forme femelle à la mue suivant l'amputation et même quelquefois cette forme a subsisté à la deuxième mue. Mais, aux mues ultérieures, le régénérat a évolué normalement vers la forme mâle adulte. Ces faits s'expliquent très bien en admettant que, la ou les portions de glandes restées *in situ* étant très petites, la quantité d'hormone androgène s'est trouvée pendant un certain temps au-dessous du minimum nécessaire au déclenchement de la croissance rapide qui amène le deuxième gnathopode à la forme adulte.

Biométrie des variants sexuels. — La croissance des variants sexuels des mâles après ablation partielle des glandes androgènes est intéressante. Les mesures ont porté jusqu'à présent sur 15 individus. Au moment de l'opération, les mâles appartenaient déjà à l'étape postpubérale. Les mesures sont faites entre la deuxième et la neuvième mue postopératoire. Les croissances du *Pgn2* et du *Cgn2* ne sont pas modifiées ; par contre, les points représentatifs du *Mp7* sont tous très au-dessous des points normaux.

VI. — Conclusions.

La masculinisation complète des femelles, après l'implantation d'une glande androgène, apporte la preuve du contrôle des caractères sexuels primaires et secondaires mâles par cette glande.

La paire de glandes androgènes constitue la source exclusive de l'hormone androgène, comme le montre les faits suivants :

— chez les mâles, après l'ablation complète des glandes androgènes, les variants sexuels régénèrent sous une forme femelle, que les testicules soient ou non restés en place.

— un ovaire implanté dans un mâle est transformé en testicule; mais, si le mâle a été préalablement privé de ses glandes androgènes, ses testicules ayant ou non été extirpés, l'ovaire n'est pas modifié.

Je voudrais insister ici sur les résultats biométriques exposés dans ce chapitre et sur les données qu'ils apportent à l'interprétation physiologique de la croissance des variants sexuels.

Comme nous l'avons souligné dans la deuxième partie de ce travail, les étapes d'allométrie s'expliquent par l'inégale sensibilité du variant sexuel et de la longueur de référence aux facteurs généraux de la croissance, tandis que les étapes de croissance rapide, ou discontinuités, sont dues à l'action élective d'un facteur sur le variant sexuel.

Nos résultats montrent que l'hormone androgène est le facteur qui, par une action élective sur les variants sexuels, induit les étapes de croissance rapide. En effet, la sécrétion de la glande androgène déclenche chez les femelles une croissance du propodite du deuxième gnathopode dont l'allure rappelle celle de cet article chez les mâles normaux durant l'étape de discontinuité (étape intermédiaire). Inversement, chez les mâles adultes, complètement privés de leurs glandes androgènes, les étapes de discontinuité ne s'effectuent pas : le régénérat du deuxième gnathopode reste de forme femelle et la croissance rapide du septième péréiopode est stoppée. Enfin, des expériences en cours, et qui feront l'objet d'une publication ultérieure, démontrent nettement que l'étape intermédiaire de la croissance du deuxième gnathopode est induite par l'hormone androgène, lorsque celle-ci a atteint un taux suffisant dans le sang : chez des mâles, encore au début de l'étape juvénile, sont implantées des glandes androgènes prélevées sur des mâles adultes ; à la première ou deuxième mue post-opératoire, le deuxième gnathopode présente une forme intermédiaire, et les dimensions du *Pgn2* et du *Cgn2* sont celles de l'étape intermédiaire, alors que par sa taille le mâle appartient encore à l'étape juvénile.

Chez les femelles pourvues d'une glande androgène, la croissance rapide du méropodite du septième péréiopode débute une fois terminée celle du deuxième gnathopode, comme chez les mâles normaux. Ces résultats s'interprètent par l'existence d'un seuil de sensibilité du *Mp7* à l'hormone androgène plus élevé que celui du deuxième gnathopode, comme nous l'avons déjà annoncé dans notre étude de la croissance des variants sexuels chez les mâles normaux. Cette interprétation est confirmée par l'observation des mâles après l'ablation partielle des glandes androgènes. En effet, la ou les petites portions de glandes restées en place peuvent induire la croissance intermédiaire rapide et la forme mâle adulte du régénérat du deuxième gnathopode, mais ne produisent pas assez d'hormone pour maintenir une croissance rapide normale du septième péréiopode.

Nos résultats indiquent que l'hormone androgène doit être aussi responsable de la sensibilité particulière des variants sexuels aux facteurs généraux de la croissance, au cours des étapes de croissance allométrique. En effet, nous avons constaté que, chez les mâles complètement privés de leurs glandes androgènes au cours de l'étape postpubérale, la croissance

du *Pgn2* est ralentie. Il apparait qu'une très petite quantité d'hormone induit cette sensibilité : en effet, après ablation quasi totale des glandes androgènes, la croissance du deuxième gnathopode n'est pas modifiée. D'ailleurs l'allométrie de l'étape juvénile dont la constante d'équilibre est égale à celle de l'étape postpubérale débute alors que la quantité d'hormone élaborée doit être encore très faible.

CHAPITRE III

DÉTERMINISME DES CARACTÈRES SEXUELS FEMELLES

Le déterminisme de la présence des soies ovigères — qui constitue un caractère temporaire lié à l'incubation — a été traité dans le premier chapitre ; les expériences qui vont être exposées rendent compte du déterminisme hormonal des caractères sexuels secondaires permanents : présence des oostégites, forme des variants sexuels.

Un ovaire prélevé sur une femelle immature ou pubère et implanté chez un mâle est toujours transformé en testicule par l'action de l'hormone androgène. Les résultats sont tout différents lorsqu'un tel ovaire est implanté dans un mâle privé de ses glandes androgènes (Charniaux-Cotton, 1955). Je n'ai jusqu'à présent obtenu que 12 mâles complètement dépourvus de glandes androgènes et 7 d'entre eux seulement ont survécu après implantation d'un ovaire dans la cavité péricardiale. Ces implantations ont été pratiquées 2 ou 3 intermues après la résection des glandes. Sur 7 mâles ainsi opérés, 2 ont reçu un ovaire prélevé sur une femelle en période de reproduction et 5 un ovaire prélevé sur une femelle immature.

A la première ou deuxième mue postopératoire sont apparus de *petits oostégites*. Les 8 oostégites n'étaient pas présents, mais seulement quelques-uns d'entre eux, répartis au hasard. A la mue suivante, tous les oostégites étaient formés et beaucoup plus grands qu'à la mue précédente (1).

Ainsi, il existe dans l'ovaire un tissu endocrine responsable de l'induction des oostégites. Ce résultat constitue la première démonstration du déterminisme hormonal d'un caractère sexuel secondaire femelle permanent chez un Crustacé. Je poursuis actuellement mes recherches pour identifier le tissu sécréteur. La sécrétion de l'hormone est indépendante de la vitellogenèse puisque les oostégites se forment sans qu'il y ait de vitellogenèse dans l'implantat. D'ailleurs, chez les femelles, les oostégites apparaissent et se développent bien avant la première ponte.

Les ovocytes des implantats accomplissent normalement leur vitellogenèse. Dans les 5 ovaires prélevés sur des femelles immatures, la vitellogenèse s'est déclenchée après la deuxième ou troisième mue postopératoire. Les oostégites étaient alors déjà grands. A la mue suivante, ils se sont bordés de soies ovigères de longueur un peu inférieure à la longueur normale : 0,5 à 0,6 mm au lieu de 0,8 mm. Dans les 2 ovaires prélevés sur

(1) Les oostégites n'apparaissent, chez les mâles privés de leurs glandes androgènes, qu'après implantation d'un ovaire ; la présence des oostégites ne peut donc être considérée comme un caractère neutre.

des femelles en période de reproduction, la vitellogenèse a débuté immédiatement après la première mue postopératoire ; ces ovaires se comportent donc comme ceux implantés dans des femelles (chapitre I). A la deuxième mue postopératoire, ainsi que nous l'avons dit, sont apparus les oostégites mais non bordés de soies ovigères malgré la vitellogenèse. Ce fait est normal, ces jeunes oostégites étant encore dépourvus de matrices trichogènes. A la mue suivante, quelques longues soies sont apparues.

Ces faits confirment que la formation des soies ovigères est induite par l'ovaire au moment de la vitellogenèse.

La morphologie et les lois de croissance du *Cgn2* et du *Mp7* chez les femelles sont les mêmes que chez les indifférenciés et s'expliquent donc sans l'intervention d'une hormone. Seule la droite représentative de la croissance du *Pgn2* des femelles présente une pente légèrement supérieure à celle de la droite relative aux indifférenciés. Ce changement de pente est probablement dû à l'action de l'hormone femelle ; je n'ai fait aucune recherche sur cette question.

Il est possible que, chez les femelles, comme chez les mâles, la même hormone contrôle à la fois les caractères primaires et secondaires, mais nous n'avons encore aucun renseignement sur le déterminisme des premiers. Puisque l'hormone androgène transforme les ovaires en testicules, on peut penser que l'hormone mâle domine l'hormone femelle.

En dehors des nôtres, les seuls résultats relatifs au déterminisme des caractères sexuels femelles permanents des Crustacés sont ceux de CORNUBERT, DEMEUSY et VEILLET (1952). Ces auteurs ont ralenti ou arrêté la féminisation des Crabes : *Carcinus maenas* et *Pachygrapsus marmoratus* en pratiquant l'ablation des pédoncules oculaires de femelles prépubères. Il est probable que les organes neurosécréteur des pédoncules oculaires ne contrôlent pas directement les caractères sexuels femelles, mais exercent une influence directe ou par l'intermédiaire du métabolisme sur la production de l'hormone femelle.

CONCLUSIONS

Les recherches sur la croissance et la régénération des variants sexuels et sur le déterminisme des caractères sexuels primaires et secondaires d'*Orchestia gammarella*, recherches dont nous venons d'achever l'exposé, apportent des résultats variés. Ceux-ci ont été résumés et discutés à la fin de chaque chapitre. Je voudrais cependant, pour les présenter dans un même ensemble, reprendre ici les faits essentiels et leurs interprétations.

Les variants sexuels, dont la croissance relative a été étudiée en utilisant les procédés classiques de la biométrie, présentent un dimorphisme sexuel très important ; ce sont : le propodite *Pgn2* et le carpopodite *Cgn2* du deuxième gnathopode et le méropodite *Mp7* du septième péréopode. Avant la mue de première différenciation morphologique externe du sexe (apparition des pénis ou oostégites), la croissance de ces articles est iden-

tique chez les mâles et les femelles. Elle reste simple chez ces dernières. Par contre, chez les mâles, la courbe globale représentative de la croissance de chacun des variants (en coordonnées logarithmiques) comporte deux tronçons de droites séparées par une discontinuité dont l'ampleur est exceptionnelle puisqu'elle correspond à 4 ou 5 mues, alors que celles décrites jusqu'ici chez les Crustacées correspondent à une seule mue. Les discontinuités des deux articles du deuxième gnathopode sont simultanées, mais celle du *Mp7* débute après la fin des deux premières. La croissance de chaque variant sexuel comporte donc deux étapes d'allométrie, séparées par une étape de discontinuité; pour le deuxième gnathopode, ce sont les étapes juvénile et postpubérale que sépare l'étape intermédiaire.

L'étude comparée de récoltes d'*Orchestia gammarella* faites en des stations et saisons diverses et l'élevage dans de bonnes conditions de mâles issus de parents provenant d'un biotope pauvre en algues m'ont permis de mettre en évidence trois faits principaux. La position de la discontinuité sur les courbes de croissance peut varier notablement d'une population à l'autre et, pour une même population, elle varie avec la saison et la nourriture; ce qui confirme que, durant les étapes de discontinuité, la croissance du variant n'obéit pas à une relation d'allométrie. Les pentes des droites d'allométrie, ou constante d'équilibre, ne varient pas avec les populations ni avec les conditions externes; elles apparaissent caractéristiques de l'espèce. Enfin, la position de ces droites d'allométrie est, par contre, susceptible de petites translations d'une population à l'autre et, dans une même population, elle présente de légères variations avec les conditions externes, si la droite fait suite à un stade critique.

L'étude de la régénération du deuxième gnathopode d'un mâle adulte nous a permis de montrer, pour la première fois chez un Crustacé, la différenciation d'un régénérat sous la forme jeune de l'appendice amputé. Les articles de tels régénérats présentent des dimensions relatives qui obéissent aux lois extrapolées de la croissance juvénile normale. Ils évoluent ensuite vers la forme mâle adulte.

Les essais d'interprétation physiologique des étapes de croissance suggèrent l'intervention de facteurs hormonaux. En effet, l'allométrie s'expliquant, comme l'a souligné TEISSIER, par l'inégale sensibilité de deux organes au même ensemble de facteurs généraux de la croissance, les variations de pente des droites d'allométrie doivent avoir pour origine des changements de sensibilité des variants sexuels à ces facteurs généraux de croissance, changements dus à des modifications humorales. D'autre part, la dispersion des points représentatifs des étapes de discontinuité indique l'action élective d'un facteur, probablement hormonal, sur le variant sexuel.

J'ai pu réaliser, chez *Orchestia gammarella*, la castration chirurgicale et la greffe de gonades ainsi que des expériences d'endocrinologie. Les résultats obtenus démontrent le déterminisme hormonal de la différenciation du sexe, ce qui confirme l'interprétation physiologique de la croissance des variants sexuels fondée sur l'analyse biométrique.

J'ai découvert chez les mâles une paire de glandes accolées à la région subterminale des canaux déférents et qui n'avaient pas été décrites : les « glandes androgènes ». Elles ont une action masculinisante très puissante. En effet, leur implantation dans des femelles entraîne l'inversion des caractères sexuels primaires et secondaires. Les variants sexuels acquièrent une forme mâle suivant des modalités semblables à celles de la croissance de ces articles chez les mâles normaux : cependant le *Cgn2* se montre incapable de raccourcir. Parallèlement, les ovaires sont transformés en testicules : l'ovogenèse fait place à une spermatogenèse intense : les ovocytes subissent une involution qui conduit à leur disparition. Il se forme un épithélium testiculaire qui sécrète le mucus agglomérateur des spermatozoïdes. Les canaux déférents se différencient aux dépens du mésenchyme et les apophyses génitales apparaissent. L'appareil génital mâle ainsi induit n'est pas fonctionnel, les canaux déférents ne possédant pas de lumière continue et n'ayant pas de communication avec la gonade.

Les glandes androgènes sont la source exclusive de l'hormone mâle. En effet, un ovaire implanté chez un mâle n'est transformé en testicule que si les glandes androgènes sont présentes. D'autre part, après l'extirpation complète de ces dernières, les variants sexuels régénèrent sous une forme femelle qu'ils gardent définitivement.

Chez les femelles, nos résultats ne concernent jusqu'à présent que les caractères sexuels secondaires. Ceux-ci se divisent en deux catégories ; d'une part, les caractères temporaires liés à l'incubation : les soies ovigères ; d'autre part, les caractères permanents : les oostégites et les variants sexuels. Les expériences d'ovariectomie et les implantations d'ovaires aux castrats démontrent que les soies ovigères sont induites par un facteur, très probablement de nature hormonale, élaboré par l'ovaire au moment de la vitellogenèse. En ce qui concerne les oostégites, j'ai obtenu leur induction chez des mâles privés de leurs glandes androgènes, après implantation d'un ovaire ; la formation de ces organes est donc sous le contrôle d'une hormone sécrétée par les ovaires. Quant aux variants sexuels, ils gardent chez la femelle la morphologie « indifférenciée », c'est-à-dire neutre, et ne sont pas modifiés par la castration ; leur croissance semble donc indépendante d'une action hormonale.

Je vais reprendre ici l'exposé de la croissance des variants sexuels avec l'interprétation physiologique que permet d'en donner l'analyse biométrique et les résultats de l'expérimentation endocrinologique.

Au cours des 5 ou 6 premiers intermue de la vie, la croissance des variants sexuels est identique dans les deux sexes. C'est l'étape indifférenciée de la croissance. Les gonades des mâles et femelles ont alors la même structure et possèdent les mêmes tractus (1).

Au cours du dernier intermue de l'étape indifférenciée, les tractus du septième segment se développent en canaux déférents ou ceux du cinquième segment en oviductes ; les spermatocytes ou les ovocytes se distinguent

(1) J'ai pu constater ce fait grâce à quelques dissections.

dans la gonade. A la cinquième ou sixième mue apparaissent les pénis ou les oostégites, et les courbes de croissance mâle et femelle divergent. D'après les résultats de nos recherches, chez les mâles, ces phénomènes sont dus à l'apparition de l'hormone androgène. A partir de la mue d'apparition des pénis, la croissance du propodite du deuxième gnathopode s'accélère, tandis que celle du carpopodite se ralentit. Cette nouvelle étape, appelée « étape juvénile », est caractérisée, comme l'étape indifférenciée, par une allométrie presque parfaite et ne peut donc être due à l'intervention d'un facteur agissant électivement sur le variant sexuel. Aussi, le passage de l'étape indifférenciée à l'étape juvénile ne s'explique guère que par un changement de sensibilité du deuxième gnathopode aux facteurs généraux de la croissance sous l'influence de l'apparition de l'hormone androgène.

Lorsque la quantité d'hormone androgène atteint dans le sang le minimum efficace correspondant au seuil de sensibilité du deuxième gnathopode à cette hormone, elle déclenche, par son action élective sur ce variant sexuel, l'« étape intermédiaire », caractérisée par un rapide accroissement du propodite, un raccourcissement du carpopodite et des modifications morphologiques qui amènent ces articles à la forme adulte.

Quand ces articles ont atteint les dimensions relatives correspondant à l'« étape postpubérale », ils deviennent insensibles à l'action de l'hormone androgène, et leur droite de croissance devient parallèle à celle de l'étape juvénile, c'est-à-dire conditionnée par la sensibilité de ces variants aux facteurs généraux de la croissance. Durant cette étape, l'allométrie de croissance est remarquablement parfaite.

Après la fin de l'étape intermédiaire, l'hormone androgène n'étant plus mobilisée par le deuxième gnathopode, sa concentration augmente dans le sang et atteint le seuil de sensibilité du méropodite du septième péréiopode, seuil plus élevé que celui de l'appendice précédent. Elle déclenche alors la discontinuité de croissance de cet article, qui parvient ainsi, après cinq mues, à un nouvel état d'équilibre. La mort survient une ou deux mues plus tard.

L'action de l'hormone androgène sur la croissance des variants sexuels présente donc deux modalités. D'une part, la présence de l'hormone, même en petite quantité, agit sur la sensibilité de l'organe aux facteurs généraux de la croissance et détermine ainsi une allométrie caractérisée par une constante d'équilibre propre à cet organe. D'autre part, lorsque la quantité d'hormone dans l'organisme atteint le minimum efficace correspondant au seuil de sensibilité du variant sexuel à cette hormone, elle induit une croissance rapide, une discontinuité, comportant des changements morphologiques. L'organe atteint alors un nouvel état d'équilibre et ne répond plus à l'action élective de l'hormone; il reprend sa croissance allométrique avec la sensibilité aux facteurs généraux de la croissance due à la présence de l'hormone.

Chez les femelles, les lois de croissance du carpopodite du deuxième gnathopode et du méropodite du septième péréiopode sont les mêmes que chez les indifférenciés et sont donc indépendantes d'une action hormo-

nale. Seule, celle du propodite présente une légère accélération à partir de l'apparition des oostégites qui doit s'expliquer par une modification de la sensibilité de l'article aux facteurs généraux de la croissance, modification probablement due à l'apparition de l'hormone responsable de l'induction des oostégites.

En résumé, les résultats de nos recherches montrent que, chez les mâles, la différenciation des caractères sexuels tant primaires que secondaires est sous la dépendance exclusive de la glande androgène. Chez les femelles, nous n'avons encore aucune donnée sur le déterminisme des caractères primaires, mais nous avons pu établir que la formation des caractères sexuels secondaires permanents (oostégites) et temporaires (soies ovigères) est contrôlée par l'ovaire.

Il est légitime de penser que le déterminisme hormonal des caractères sexuels doit être la règle chez les Crustacés. En dehors d'*Orchestia gammarella*, la preuve d'un tel déterminisme a été apportée chez les mâles d'*Iso-podes terrestres*, mais ici la source de l'hormone est dans les testicules. Il est donc indispensable de poursuivre les recherches dans toutes les sous-classes pour obtenir une compréhension d'ensemble du déterminisme de la différenciation du sexe chez les Crustacés.

Il est remarquable de constater qu'il existe un parallélisme entre les résultats obtenus chez *Orchestia gammarella* et le bel ensemble de résultats relatifs à la physiologie du sexe chez les Vertébrés : le sexe génétique de ce Crustacé commande la sexualisation d'un germen et d'un soma indifférenciés par l'intermédiaire d'hormones ; l'ovaire au moment de la vitellogenèse contrôle la différenciation d'un caractère nécessaire à l'incubation. Mais la sécrétion de l'hormone mâle par une glande séparée du testicule est un fait original, sans équivalent chez les Vertébrés, puisque chez ceux-ci les hormones sexuelles sont sécrétées par le tissu interstitiel des gonades. La glande androgène constitue le premier exemple d'une glande endocrine sexuelle individualisée.

Résumé.

L'étude biométrique de la croissance des variants sexuels d'*O. gammarella* (deuxième gnathopode et septième péréopode) montre que, chez les mâles, la croissance relative de chacun des variants sexuels est complexe : la courbe globale comprend deux tronçons parallèles de droites d'allométrie, séparés par une importante discontinuité correspondant à plusieurs mues.

L'action des saisons et du biotope sur cette croissance a été étudiée.

Le régénérat du deuxième gnathopode des mâles se différencie toujours sous une forme juvénile, puis évolue vers la forme adulte.

Chez le mâle, une paire de *glandes androgènes* accolées à la région subterminale des canaux déférents est décrite. Ces glandes sont la source exclusive de l'hormone responsable de la différenciation des caractères sexuels primaires et secondaires mâles. En effet, l'implantation d'une

glande androgène dans une femelle immature ou pubère entraîne la masculinisation complète des caractères sexuels primaires et secondaires de l'hôte (les ovaires sont transformés en testicules, des canaux déférents sont induits) ; chez les mâles privés de leurs glandes androgènes, les variants sexuels régénèrent sous la forme femelle. L'action de l'hormone androgène sur la croissance des variants sexuels est interprétée.

Chez la femelle, les caractères sexuels secondaires se divisent en deux catégories :

— D'une part, les soies ovigères, caractère temporaire lié à l'incubation. Les expériences de castration chirurgicale et d'implantation d'ovaire aux castrats démontrent que les soies ovigères sont contrôlées par l'ovaire en vitellogénèse.

— D'autre part, les oostégites et les variants sexuels, caractères permanents. Les implantations d'ovaires dans des mâles privés de leurs glandes androgènes montrent que les oostégites sont induits par une hormone sécrétée par l'ovaire. La croissance des variants sexuels, chez les femelles, apparaît indépendante d'une action hormonale.

*Laboratoire de génétique évolutive et de biométrie
du Centre National de la Recherche Scientifique,
Gif-sur-Yvette (Seine-et-Oise).*

BIBLIOGRAPHIE

PREMIÈRE PARTIE.

1945. BACKLUND (H. O.). — Wrack fauna of Sweden and Finland. Ecology and chorology (*Opusc. Entomol.*, suppl. 5, p. 236, Lund).
1922. BLEGVAD (H.). — On the biology of some Danish Gammarids and Mysids (*Report. Dan. Biol. Stat.*, **28**, p. 1-103).
1953. CARLISLE (D. B.). — Studies on *Lysmata seticaudata* Risso (*Crustacea Decapoda*). III. On the activity of the moult-accelerating principle when administered by the oral route. IV. On the side of origin of the moult-accelerating principle-experimental evidence (*Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **24**, p. 279-292).
1951. CHARNIAUX-LEGRAND (H.). — Contribution à la faune des Amphipodes de Banyuls. Observations sur la ponte en hiver (*Vie et Milieu*, **2**, p. 371-380).
1952. CHARNIAUX-LEGRAND (H.). — Le cycle d'intermue des Amphipodes et ses particularités chez les formes terrestres (*Talitridæ*) (*Arch. Zool. Expér. et Génér.*, **88**, p. 178-204).
1925. CHEVREUX (Ed.) et FAGE (L.). — *Faune de France*, **9**, Amphipodes, Lechevalier, Paris, 488 p.
1946. DAHL (E.). — Undersökningar över Oresund. XXIX. The Amphipoda of the Sound. Part I, Terrestrial Amphipoda (*Acta Univ. Lund*, N. F., Avd. 2, bd. 42, n° 6, p. 1-53).
1936. DAVID (R.). — Recherches sur la biologie et l'intersexualité de *Talitrus saltator* Mont. (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **70**, p. 332-357).
1893. DELLA VALLE (A.). — *Gammarini*: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. **20**, 61 p.
1952. DEMEUSY (N.) et VEILLET (A.). — Déclenchement de la ponte chez le Crabe *Carcinus maenas* Pennant par l'ablation des pédoncules oculaires (*C. R. Ac. Sc.*, **234**, p. 1224-1226).
1939. DRACH (P.). — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes (*Ann. Inst. Océan.*, **19**, fasc. 3, p. 103-392).
1944. DRACH (P.). — Étude préliminaire sur le cycle d'intermue et son conditionnement hormonal chez *Leander serratus* Pennant (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **78**, p. 40-62).
1932. HEINZE (K.). — Fortpflanzung und Brutpflege bei *Gammarus pulex* L. und *Carinogammarus ræsetii* Gerw. (*Zool. Jahrb. Physiol.*, **51**, p. 397-440).
1949. LEGRAND (H.). — Étude de la croissance de quelques variants sexuels chez *Orchestia gammarella* Pallas (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **83**, p. 158-176).
1933. LE ROUX (M.-L.). — Recherches sur la sexualité des Gammariens (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, suppl. 16, p. 1-138).
1945. NOUVEL (H.). — Les relations entre la périodicité lunaire, les marées et la mue des Crustacés (*Bull. Inst. Océan.*, **42**, n° 878, 4 p.).
1928. PEREZ (Ch.). — Sur l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax chez les Décapodes Brachyours (*C. R. Ac. Sc.*, **186**, p. 461-463).
1938. REID (D. M.). — Burrowing methods of *Talorchestia deshayesii*. (*Ann. Mag. Nat. Hist.*, **1**, p. 155).
1942. SCHELLENBERG (A.). — Krebstiere oder Crustacea. IV, Flohkrebse oder Amphipoda (*Tierwelt Deutsch.*, **40**, p. 1-252).
1937. SEGERSTRÅLE (S. G.). — Zur Morphologie und Biologie des Amphipoden *Pont-*

- poreia affinis*, nebst einer Revision der *Pontoporeia*. Systematik (*Comment. Biol. Soc. Sc. Fenn.*, **7**, n° 1, p. 1-183, Helsingfors).
1940. SEGERSTRÅLE (S. G.). — Studien über die Bodentierwelt in südfinnländischen Küstengewässern (*Soc. Scient. Fenn., Comment. Biol.*, **7**, n° 16, p. 1-40, Helsingfors).
1950. SEGERSTRÅLE (S. G.). — The Amphipods on the coats of Finland, some facts and problems (*Soc. Scient. Fenn., Comment. Biol.*, **10**, n° 14, p. 1-28, Helsingfors).
1924. SEXTON (E. W.). — The moulting and growth-stages of *Gammarus*, with descriptions of the normals and intersexes of *G. chevreuxi* (*J. Mar. Biol. Assoc. Plymouth*, **13**, p. 340-401).
1935. SEXTON (E. W.). — Fertilisation of successive broods of *Gammarus chevreuxi* (*Nature*, **136**, p. 477).
1936. SEXTON (E. W.) et CLARK (A. R.). — A summary of the work on the Amphipod *Gammarus chevreuxi* Sexton carried out at Plymouth Laboratory (1912-1936) (*J. Mar. Biol. Assoc. Plymouth*, **21**, p. 357-414).
1945. VEILLET (A.). — Recherches sur le parasitisme des Crabes et des Galathées par les Rhizocéphales et les Épicarides (*Ann. Inst. Océan.*, **22**, fasc. 4, p. 193-341).
1947. VIDAL. — Étude du cycle d'intermue chez *Gammarus pulex* L. (*Diplôme d'études supérieures*, Faculté des Sciences, Paris).
1951. WILLIAMSON (D. I.). — Studies in the biology of *Talitridæ* (Crustacea Amphipoda): effects of atmospheric humidity (*J. Mar. Biol. Ass. Plymouth*, **30**, n° 1, p. 73-90).

DEUXIÈME PARTIE.

Chapitres I et II.

1953. BOCQUET (C.). — Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jæra marina* Fabr. (Isopodes Asellotes) (*Arch. Zool. Exp.*, **90**, fasc. 4, p. 187-450 ; *Trav. St. Biol. Roscoff*, **19**).
1890. BONNIER (J.). — Le dimorphisme des mâles chez les Crustacés Amphipodes (*C. R. Ac. Sc.*, **3**, p. 987).
1929. CHAMPY (Ch.). — La croissance dysharmonique des caractères sexuels accessoires. Son importance biologique. Application pratique de ses lois (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **12**, p. 193-244).
1937. CHEVAIS (S.). — Croissance et races locales de *Corophium volutator* (*Trav. St. Biol., Roscoff*, **15**, p. 103-131).
1945. D'ARCY THOMPSON. — *Essays on the growth and form presented to D'Arcy Wentworth Thompson*, Oxford, at the Clarendon Press.
1936. DAVID (R.). — Recherches sur la biologie et l'intersexualité de *Talitrus saltator* Mont. (*Bull. Biol.*, **70**, p. 332-357).
1936. DRACH (P.). — Croissance allométrique et dimorphisme sexuel chez les Brachyours (*C. R. Ac. Sc.*, **203**, p. 820).
1940. HARRISON (R. J.). — On the biology of the Caprellidæ. Growth and moulting of *Pseudoprotella phasma* Montagu (*J. Mar. Biol. Assoc. Plymouth*, **24**, p. 483-493).
1924. HUXLEY (J. S.). — Constant differential growth rate and their signification (*Nature*, **114**, p. 895).
1932. HUXLEY (J. S.). — *Problems of relative growth*, Methuen & Co., London.
1936. HUXLEY (J. S.) et TEISSIER (G.). — Terminologie et notation dans la description de la croissance relative (*C. R. Soc. Biol.*, **121**, p. 934-936).
1937. INGRAND (M.). — Morphologie des pinces et caractères sexuels secondaires de *Munida bamffica* (*Trav. St. Biol. Roscoff*, **15**, p. 57-86).
1928. KUNKEL (B. W.) et ROBERTSON (J. A.). — Contribution to the study of the relative growth in *Gammarus chevreuxi* (*J. Mar. Biol. Assoc. Plymouth*, **15**, n° 2, p. 655-681).
1949. LANGERON (M.). — *Précis de microscopie*, Masson et Cie, édit.
1949. LEGRAND (H.). — Étude de la croissance de quelques variants sexuels chez *Orchestia gammarella* Pallas (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **83**, p. 158-176).

1933. LE ROUX (M.-L.). — Recherches sur la sexualité des Gammariens (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, suppl. 16, 138 p.).
1950. KERMACK (K. A.) et HALDANE (J. B. S.). — Organic correlation and allometry (*Biometrika*, **3**, p. 30-41).
1937. NEEDHAM (A. E.). — On relative growth in *Asellus aquaticus*. I (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, ser. A, **107**, p. 289-313).
1943. NEEDHAM (A. E.). — On relative growth in *Asellus aquaticus*. II (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, ser. A, **113**, p. 44-75).
1945. NEEDHAM (A. E.). — On relative proportions in serially repeated structures (seriometry). I. Limbs and body segments of *Lithobius forficatus* L. (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, **115**, p. 355-370).
1940. REEVE (E.). — Relative growth in the snout of Anteaters. A study in the application of quantitative methods to systematics (*Proc. Zool. Soc. London*, ser. A, **110**, p. 47-80).
1937. ROUBAULT (A.). — Dimorphisme et croissance chez un Tanaïdace (*Trav. St. Biol. Roscoff*, **15**, p. 135-152).
1951. SEXTON (E. W.) et REID (D. M.). — The life-history of the multiform species *Jassa falcata* Montagu (Crustacea Amphipoda) with a review of the bibliography of the species (*Journ. Linn. Soc. Zool.*, **57**, p. 29-88).
1935. SPETT (G. J.). — Formation of the systematics characters in Baikal Gammarids (*Ac. Sc. Ukraine, Rech. Ontogenic Anim.*, n° 8, p. 83-90).
1935. SPETT (G. J.). — Formation of the systematics characters in the ontogenic of Baikal gammarids (*Zool. J. Moskau*, **14** [4], p. 701-711).
1931. TEISSIER (G.). — Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes (*Trav. St. Biol. Roscoff*, **9**, p. 29-238).
1933. TEISSIER (G.). — Étude de la croissance de quelques variants sexuels chez *Macropodia rostrata* L. (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **67**, p. 401-444).
1933. TEISSIER (G.). — Les lois élémentaires de la croissance (*Ann. et Bull. Soc. Roy. Sc. Méd. et Nat. Bruxelles*, n° 3-4, p. 1-42).
1934. TEISSIER (G.). — Dysharmonies et discontinuité dans la croissance (*Act. Sc.*, **95**, Hermann, édit.).
1934. TEISSIER (G.). — Sur la croissance des *Portunus* (*Bull. Soc. Zool.*, **59**, p. 200-202).
1935. TEISSIER (G.). — Croissance des variants sexuels chez *Maia squinado* (*Trav. St. Biol. Roscoff*, **13**, p. 93-130).
1936. TEISSIER (G.). — Croissance comparée des formes locales d'une même espèce (*Mém. Mus. Hist. Nat. Belgique*, 2^e sér., fasc. 3, p. 627-634).
1937. TEISSIER (G.). — Les lois quantitatives de la croissance (*Act. Sc.*, **455**, Hermann, édit.).
1948. TEISSIER (G.). — La relation d'allométrie. Sa signification statistique et biologique (*Biometrics*, n° 4, p. 14-53).
- 1955 a. TEISSIER (G.). — Grandeur de référence et allométrie de taille chez *Maia squinado* (*C. R. Ac. Sc.*, **240**, p. 364-366).
- 1955 b. TEISSIER (G.). — Allométrie de taille et variabilité chez *Maia squinado* (*Arch. Zool. Exp.*, **4**, p. 222-264).
- 1955 c. TEISSIER (G.). — Sur la détermination de l'axe d'un nuage rectiligne de points (*Biometrics*, **11**, p. 344-356).
1944. TINGAUD (J.-L.). — Les étapes de la croissance chez les Amphipodes Gammariens (*C. R. Acad. Sc.*, **218**, p. 607-608).

Chapitre III.

1932. ABELOOS (M.). — *La Régénération et les problèmes de la morphogénèse*, Gauthier-Villars, édit.
1933. ABELOOS (M.). — Sur les relations entre la mue et le pouvoir régénérateur chez le Crabe *Carcinus mænas* Penn. (*C. R. Soc. Biol.*, **112**, p. 1613-1614).

1955. ABELOOS (M.). — Le problème morphogénétique dans la régénération des Annélides Polychètes (*Bull. Soc. Zool. de France*, **80**, n° 4, p. 228-256).
1930. BONNET (P.). — La mue, l'autotomie et la régénération chez les Araignées avec une étude des Dolomèdes d'Europe (*Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **59**, p. 237-700).
1899. BORDAGE (E.). — Sur le processus de croissance des membres en voie de régénération chez les Crustacés Décapodes (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 5, p. 378-381).
1905. BORDAGE (E.). — Recherches anatomiques et biologiques sur l'autotomie et la régénération chez divers Arthropodes (*Bull. Scient. Fr. et Belg.*, **39**, p. 307-445).
1935. BUSSON (Y.). — Observations sur l'autotomie et la régénération de la pince chez le Bernard-l'Ermite (*Trav. Stat. Biol. Roscoff*, **13**, p. 133-152).
1951. CHARNIAUX-LEGRAND (H.). — Étude morphologique et biométrique de la régénération d'un variant sexuel chez *Orchestia gammarella* Pallas (*C. R. Ac. Sc.*, **242**, p. 2142-2144).
1947. DARBY (Hugh H.). — Factors in regeneration and tissue competition (*Anat. Rec.*, **99**, p. 589).
- 1933-1934. DAWES (B.). — A study of normal and regeneration growth in the Pistol-Crab (*Alpheus dentipes*) (*Arch. Entw. Mech.*, p. 130-131).
1938. DIXEY (L. R.). — Effects of repeated regeneration of the antenna in *Gammarus chevreuxi* (*Proc. Zool. Soc. London*, **108** [2], p. 289-296).
1929. GABRITCHEWSKY (E.). — Compensation et régénération chez *Thomisium onustum* (*C. R. Ac. Sc.*, **188**, p. 103-104).
1897. GIARD (A.). — Sur les régénérations hypotypiques (*C. R. Soc. Biol.*, **4**, p. 315).
- 1896-1917. HERBST (C.). — Ueber die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen (*Arch. Entw. Mech.*, **2** [1896], **9** [1899], **13** [1901], **30** [1910], **42** [1916], **43** [1917]).
1943. NEEDHAM (A. E.). — On relative growth in *Asellus aquaticus*. II (*Proc. Zool. Soc.*, ser. A, **113**, p. 44-75).
1945. NEEDHAM (A. E.). — Peripheral nerve and regeneration in Crustacea (*J. Exp. Biol.*, **21**, p. 144-146).
1946. NEEDHAM (A. E.). — Peripheral nerve and regeneration in Crustacea (*J. Exp. Biol.*, **22**, p. 107-109).
1947. NEEDHAM (A. E.). — Sensitivity of regenerating limbs of an aquatic Crustacean to variations in the concentration of hydrogen and phosphate ions in the external medium (*J. Exp. Zool.*, **106**, p. 181-196).
1947. NEEDHAM (A. E.). — Local factors and regeneration in Crustacea (*J. Exp. Biol.*, **24**, p. 220-226).
1949. NEEDHAM (A. E.). — Growth and regeneration in *Asellus aquaticus* L. in relation to age, sex and season (*J. Exp. Zool.*, **112**, p. 49-78).
1949. NEEDHAM (A. E.). — Depletion and recuperation of the local factors during repeated regeneration (*J. Exp. Zool.*, **112**, p. 207-232).
1950. NEEDHAM (A. E.). — Determination of the form of regenerating limbs in *Asellus aquaticus* (*Quart. J. Micr. Sc.*, **91**, p. 401-418).
1953. NEEDHAM (A. E.). — The incidence and adaptative value of autotomy and of regeneration in Crustacea (*Proc. Zool. Soc. London*, **123**, p. 111-122).
1953. NEEDHAM (A. E.). — The central nervous system and regeneration in Crustacea (*J. Exp. Biol.*, **30**, p. 151-159).
1936. NOUVEL (L.). — Contribution à l'étude de la mue, de la croissance et de la régénération chez les Crustacés Natantia (*Recueil Institut Torley Rousseau*, **6**, fasc. 2, 161 p.).
- 1939 a. NOUVEL (L.). — Sur le mode de régénération des appendices locomoteurs chez *Scyllarus arctus* et les Crustacés Décapodes en général (*Bull. Inst. Océan.*, n° 773, p. 1-7).
- 1939 b. NOUVEL (L.). — Observations sur la régénération des appendices locomoteurs chez *Atyaephyra desmaresti* (Crustacé Décapode nageur) (*C. R. Ac. Sc.*, **209**, p. 64).
1938. PAULIAN (R.). — Contribution à l'étude quantitative de la régénération chez les Arthropodes (*Proc. Zool. Soc. London*, **108**, p. 297-383).

1932. PEREZ (Ch.). — Forme des bourgeons de régénération des appendices thoraciques chez quelques Crustacés Décapodes (*Livre du Centenaire de la Soc. Entomol. de France*, p. 473).
1936. PEREZ (Ch.). — Bourgeons de régénération des appendices thoraciques chez *Eglea* (*Livre jubilaire de M. E.-L. Bouvier*, p. 63).
1917. PRZIBRAM (H.). — Wachstumsmessungen an *Sphodromantis bioculata* Burm. III. Länge regenerierender und normaler Schreitbeine (*Arch. Entw. Mech.*, **43**, p. 1).
1935. PRZIBRAM (H.). — Régénération et transplantation (*Rev. Gén. des Sc.*, **46**, p. 693-698).
1712. RÉAUMUR (R.-A.). — Sur les diverses reproductions qui se font chez les Écrevisses, les Homards, les Crabes, etc., et, entre autres, sur celles de leurs jambes et de leurs écailles (*C. R. Ac. Sc.*, p. 223).
1939. SHEARD (K.). — Regeneration in the Amphipod *Talorchestia novæ-hollandia* Stebbing (*Aust. J. Sc. Sydney*, **2**, p. 29-30).
1938. TAZELAAR (M. A.). — Studies on regeneration and relative growth of limbs in Mayfly larvae (*Proc. Zool. Soc.*, ser. A, **108**, p. 257-265).
1944. TINGAUD (J.-L.). — Le pouvoir régénératoire au cours de l'intermue chez les Amphipodes Gammariens (*C. R. Ac. Sc.*, **218**, p. 886-887).
1945. VACHON (M.). — Remarques sur les appendices du prosoma des Limules et leur arthrogénèse (*Arch. Zool. Exp.*, **84**, p. 271-300).
1953. VACHON (M.). — Sur un cas de schistomélie ternaïre d'une patte ambulatoire chez le Scorpion fouisseur, *Scorpio maurus* L. (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **87**, p. 218-225).

TROISIÈME PARTIE.

1954. ARVY (L.), ÉCHALIER (G.) et GABE (M.). — Modifications de la gonade de *Carcinides* (*Carcinus*) *mænas* L. (Crustacé Décapode), après ablation bilatérale de l'organe Y (*C. R. Ac. Sc.*, **239**, p. 1853-1855).
1953. BALESDENT-MARQUET (M.-L.). — Remarques sur le cycle ovarien, le cycle des mues et les caractères sexuels secondaires chez le Crustacé Isopode *Asellus aquaticus* Linné (*C. R. Ac. Sc.*, **236**, p. 1086-1088).
1954. BALESDENT-MARQUET (M.-L.). — Remarques sur le déterminisme de la poche incubatrice chez le Crustacé Isopode *Asellus aquaticus* L. (*C. R. Ac. Sc.*, **239**, p. 1872-1874).
1955. BALESDENT-MARQUET (M.-L.). — Castration temporaire aux rayons X et le déterminisme des caractères sexuels temporaires chez le Crustacé Isopode *Asellus aquaticus* L. (*C. R. Ac. Sc.*, **240**, p. 1275-1277).
1955. BALESDENT-MARQUET (M.-L.). — Influence de la température sur la mue, l'activité ovarienne et les caractères sexuels temporaires du Crustacé Isopode *Asellus aquaticus* L. (*C. R. Ac. Sc.*, **240**, p. 1372-1374).
1955. BALESDENT-MARQUET (M.-L.). — Irradiations localisées aux rayons X et déterminisme des caractères sexuels temporaires chez le Crustacé Isopode *Asellus aquaticus* L. femelle (*C. R. Ac. Sc.*, **241**, p. 609-611).
1950. BISSON (P.). — Contribution à l'étude cytologique et histochimique de l'ovocyte chez *Gammarus pulex* Linné (*Bull. Soc. Zool.*, **75**, p. 24-35).
1944. BROWN (F. A.). — Hormones in the Crustacea, their sources and activities (*Quart. Rev. Biol.*, **19**, p. 32-46 et p. 118-143).
1948. BROWN (F. A.). — Hormones in Crustaceans (dans *The Hormones, physiology, chemistry and applications*, Ac. Press., New York).
1948. BUDDENBROCK (W. V.). — Die Frage der Sexualhormone der Krebse (dans : *Bronns Klassen des Tierreichs*, V. 1, *Crustacea*, p. 1033-1039 ; Leipzig).
1940. CALLAN (H. G.). — The effects of castrations by parasites and X-rays on the secondary sex characters of Prawns (*Leander* sp.) (*J. Exp. Biol.*, **17**, p. 168-179).
1953. CARLISLE (D. B.). — Studies on *Lyasmata seticaudata* Risso (*Crustacea Decapoda*). V. The ovarian inhibiting hormone and the hormonal inhibition of sex-reversal (*Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **24**, p. 355-372).

1951. CAULLERY (M.). — Organisme et sexualité (*Encyclopédie Scientifique*, Douin, Paris).
1924. CHAMPY (Ch.). — *Sexualité et Hormones*, Douin, édit., Paris.
1952. CHARNIAUX (H.). — Castration chirurgicale chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*) et déterminisme des caractères sexuels secondaires. Premiers résultats (*C. R. Ac. Sc.*, **234**, p. 2570-2572).
1953. CHARNIAUX (H.). — Étude du déterminisme des caractères sexuels secondaires par castration chirurgicale et implantation d'ovaire chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*) (*C. R. Ac. Sc.*, **236**, p. 141-143).
1953. CHARNIAUX-COTTON (H.). — Phénomènes d'intersexualité chez un Crustacé Amphipode : *Orchestia gammarella* Pallas (*Congrès de l'A. F. A. S.*, Luxembourg).
- 1954 a. CHARNIAUX-COTTON (H.). — Implantation de gonades de sexe opposé à des mâles et des femelles chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*) (*C. R. Ac. Sc.*, **238**, p. 953-955).
- 1954 b. CHARNIAUX-COTTON (H.). — Découverte chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*) d'une glande endocrine responsable de la différenciation de caractères sexuels primaires et secondaires mâles (*C. R. Ac. Sc.*, **239**, p. 780-782).
1955. CHARNIAUX-COTTON (H.). — Le déterminisme hormonal des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella* (Crustacé Amphipode) (*C. R. Ac. Sc.*, **240**, p. 1487-1489).
1952. CORNUBERT (G.). — Influence de la Sacculine *Sacculina carcini* Thompson sur le Crabe *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius (*C. R. Ac. Sc.*, **234**, p. 1219-1220).
- 1953 a. CORNUBERT (G.). — Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur la féminisation de l'abdomen du Crabe *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius mâle parasité par *Sacculina carcini* Thompson (*C. R. Ac. Sc.*, **236**, p. 1082-1084).
- 1953 b. CORNUBERT (G.). — Régénération des organes copulateurs chez les *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius indemnes et sacculinés (*C. R. Ac. Sc.*, **236**, p. 1211-1212).
1952. CORNUBERT (G.), DEMEUSY (N.) et VEILLET (A.). — Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur le développement des caractères sexuels externes des Décapodes Brachyours, *Carcinus maenas* Pennant et *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius (*C. R. Ac. Sc.*, **234**, p. 1405-1407).
1921. COURRIER (R.). — Sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires des Arthropodes (*C. R. Ac. Sc.*, **173**, p. 668-671).
1949. DEBAISIEUX (P.). — Les poils sensoriels d'Arthropodes et l'histologie nerveuse. I. *Praunus flexuosus* Müll. et *Crangon crangon* (*La Cellule*, Belg., **52**, fasc. 3, p. 311-360).
1953. DEMEUSY (N.). — Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur le développement de l'appareil génital mâle de *Carcinus maenas* Pennant (*C. R. Ac. Sc.*, **236**, p. 974-975).
1955. DEMEUSY (N.). — Implantation des gonades chez le Crabe *Carcinus maenas* Pennant (*C. R. Ac. Sc.*, **240**, p. 1147-1150).
1952. DEMEUSY (N.) et VEILLET (A.). — Déclenchement de la ponte chez le Crabe *Carcinus maenas* Pennant par l'ablation des pédoncules oculaires (*C. R. Ac. Sc.*, **234**, p. 1224-1226).
- 1939 et 1944. DRACH (P.). — Voir première partie.
1955. DRACH (P.). — Système endocrinien pédonculaire, durée d'intermue et vitellogénèse chez *Leander serratus* (Pennant), Crustacé Décapode (*C. R. Ac. Sc.*, **149**, p. 2079-2083).
1954. ÉCHALIER (G.). — Recherches expérimentales sur le rôle de « l'organe Y » dans la mue de *Carcinus maenas* L. (Crustacé Décapode) (*C. R. Ac. Sc.*, **238**, p. 523-525).
1940. FAGE (L.). — Sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires des Lophogastrides (Crustacés, Mysidacés) (*C. R. Ac. Sc.*, **211**, 16, p. 335-337).
1953. GABE (M.). — Sur l'existence chez quelques Crustacés Malacostracés d'un organe comparable à la glande de mue des Insectes (*C. R. Ac. Sc.*, **237**, p. 1111-1113).
- 1886-1904. GIARD (A.). — La castration parasitaire (dans *Œuvres diverses*, **1**, 1911, p. 238-345. Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, Paris).

1911. GOLDSCHMIDT (R.). — *Le Déterminisme du sexe et l'intersexualité*, Alcan, édit., Paris.
1926. HAEMMERLI-BOVERI (W.). — Ueber die Determination der 11 Geschlechtsmerkmale der weiblichen Wasserassel durch das Ovar (*Zeitsch. Vergl. Physiol.*, **4**, p. 668-698).
1939. HANSTRÖM (B.). — Hormones in Invertebrates (*The Clarendon Press*, Oxford, England).
1939. HIRAIWA (Y. K.) et SATO (M.). — On the effect of parasitic Isopoda on a Prawn, *Penaeopsis akayebi* Rathbun, with a consideration of the effect of parasitization on the higher Crustacea in general (*J. Sc. Hiroshima Univ.*, ser. B, **7**, p. 105-124).
1951. HUSSON (R.). — Observations biologiques sur l'Amphipode *Niphargus virei* Chev. (2^e note) (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **75**, n^{os} 5-6, p. 211-217).
1953. LATTIN (G. de) et GROSS (F. J.). — Die Beeinflussbarkeit sekundärer Geschlechtsmerkmale von *Oniscus asellus* durch die Gonaden (*Exper.*, **9**, fasc. 9, p. 338-339).
1922. LA VAULX (R. de). — Les caractères sexuels et le problème de leur groupement (*Rev. Gén. Sc.*, **33**, p. 330-336).
- 1954 a. LEGRAND (J.-J.). — Induction des caractères sexuels secondaires mâles chez les femelles des Crustacés Isopodes terrestres par implantation testiculaire. Premiers résultats (*C. R. Ac. Sc.*, **238**, p. 2030-2032).
- 1954 b. LEGRAND (J.-J.). — Étude expérimentale de la différenciation du sexe chez les Crustacés Isopodes terrestres par implantation homoplastique et heteroplastique d'ovaires chez les mâles (*C. R. Ac. Sc.*, **239**, p. 108-110).
- 1954 c. LEGRAND (J.-J.). — Effets de l'implantation d'un testicule chez les femelles des Crustacés Isopodes terrestres (*C. R. Ac. Sc.*, **239**, p. 321-323).
- 1955 a. LEGRAND (J.-J.). — Rôle endocrinien du tissu nourricier dans le testicule des Crustacés Isopodes terrestres (*C. R. Ac. Sc.*, **240**, p. 120-122).
- 1955 b. LEGRAND (J.-J.). — Rôle endocrinien de l'ovaire dans la différenciation des oostégites chez les Crustacés Isopodes terrestres (*C. R. Ac. Sc.*, **241**, p. 1083-1085).
1948. LEGRAND (J.-J.) et VANDEL (A.). — Développement postembryonnaire de la gonade chez les Isopodes terrestres normaux et intersexués (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **82**, p. 79-94).
1933. LE ROUX (M.-L.). — Recherches sur la Sexualité des Gammariens (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, suppl. 16, p. 1-138).
1940. LLOYD (A. J.) et YONGE (C. M.). — Correlation between the egg-carrying setae and cement glands in Decapod Crustacea (*Nature*, London, **146**, p. 334).
1920. MORGAN (Th. H.). — Variations in the secondary sexual characters of the fiddler Crab. (*Americ. Nat.*, **54**, p. 220-246).
1943. PANOUSE (J.-B.). — Influence de l'ablation du pédoncule oculaire sur la croissance de l'ovaire chez la Crevette *Leander seratus* (*C. R. Ac. Sc.*, **217**, p. 553-555).
1944. PANOUSE (J.-B.). — L'action de la glande du sinus sur l'ovaire chez la Crevette *Leander* (*C. R. Ac. Sc.*, **218**, p. 293-294).
1927. PEZARD (A.). — La notion de seuils différentiels (*Rev. Franç. Endocrin.*, **5**).
1917. PRZIBRAM (H.). — Transitäre Scherenformen der Winterkrabbe *Galasimus pugnax* (*Arch. Entw. Mech.*, **43**, p. 47).
1950. REINHARD (E. G.). — An analysis of the effects of a sacculinid parasite on the external morphology of *Callinectes sapidus* Rathbun (*Biol. Bull.*, **98**, p. 277-288).
- 1944-1945. REVERBERI (G.). — La determinazione del sesso nei Crostacci e i fenomeni della castrazione parassitaria (*Rend. Inst. Lombardo de Scienze et Lettere* [A. di Scienze], **78**, p. 217-246).
1950. REVERBERI (G.). — Parassitismo, iperparassitismo, « castrazione parassitaria » nei Crostacci (*Boll. Zool.*, **17**, p. 89-90).
1953. SCHARRER (B. V.). — Comparative physiology of invertebrate endocrines (*Ann. Rev. Physiol.*, **15**, p. 457-472).
1940. SEGERSTRÅLE (S. G.). — Studien über die Bodentierwelt in südfinnländischen Küstengewässern. VI. Zur Biologie des Amphipoden *Corophium volutator*, nebst Angaben über die Entwicklung und Rückbildung der Oostegitenborsten bei

- dieser Art. (*Soc. Scient. Fenn. Comment. Biol.*, **7**, n° 16, p. 1-40 Helsingfors).
1921. SEXTON (E. N.) et HUXLEY (J. S.). — Intersexes in *Gammarus chevreuxi* and related forms (*J. Mar. Biol. Ass. Plymouth*, **12**, p. 506-556).
- 1910-1913. SMITH (G.). — Studies in the experimental analysis of sex (*Quart. J. Micr. Sc.*, **54** [1910], **57** [1911], **59** [1913]).
1888. STAMATI (G.). — Sur l'opération de la castration chez l'Écrevisse (*Bull. Soc. Zool. France*, **13**, p. 188).
1952. STEPHENS (G. J.). — Mechanisms regulating the reproductive cycle in the Crayfish *Cambarus*. I. The female cycle (*Physiol. Zool.*, **25**, p. 70-84).
1952. STEPHENS (G. J.). — The control of cement gland development in the Crayfish *Cambarus* (*Biol. Bull.*, **103**, p. 242-258).
1944. TAKEWAKI (K.) et NAKAMURA (N.). — The effects of gonadectomy on the sex characters of *Armadillidium vulgare*, an Isopod Crustacean (*J. Fac. Sc., Imp. Univ., Tokyo*, Sec. IV, **6**, p. 369-382).
1927. TCHEKANOWSKI (O. V.). — Transformation des extrémités abdominales chez le Bernard-l'Ermite au moment de la castration parasitaire (*C. R. Ac. Sc. de l'U. R. S. S.*, n°s 18-19).
1930. TUCKER (B. W.). — On the effects of an Epicaridan parasite, *Gyge branchialis*, on *Upogebia littoralis* (*Quart. J. Micr. Sc.*, **74**, p. 1-118).
1924. VANDEL (A.). — Le déterminisme du développement des oostégites et des caractères sexuels secondaires temporaires des Crustacés (*C. R. Ac. Sc.*, **178**, p. 974-976).
1945. VEILLET (A.). — Recherches sur le parasitisme des Crabes et des Galathées par les Rhizocéphales et les Épicarides (*Ann. Inst. Océan.*, **22**, fasc. 4, p. 194-341).
1955. VERNET-CORNUBERT (G.) et DEMEUSY (N.). — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur les caractères sexuels externes des femelles pubères de *Carcinus maenas* et *Pachygrapsus marmoratus* (*C. R. Ac. Sc.*, **240**, p. 360-361).
1946. WOLFF (E.). — Les changements de sexe (*L'Avenir de la Science*, Gallimard, édit., 306 p.).
1955. YAMAMOTO (Y.). — Effect of ovariectomy on the sinus gland of the Isopod Crustacean, *Armadillidium vulgare* (*Annot. Zool. Japon*, **28**, n° 2, p. 92-99).
-

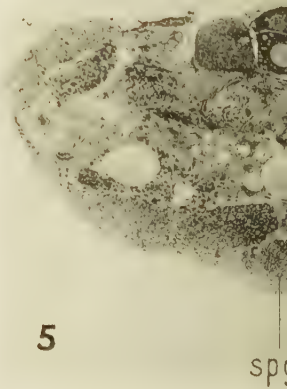
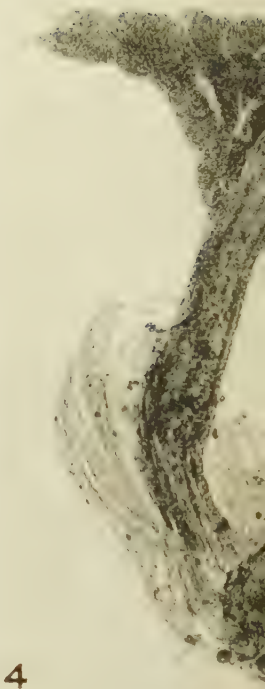
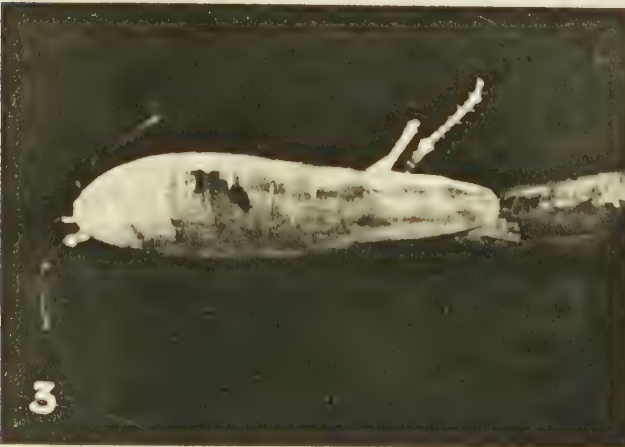
EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

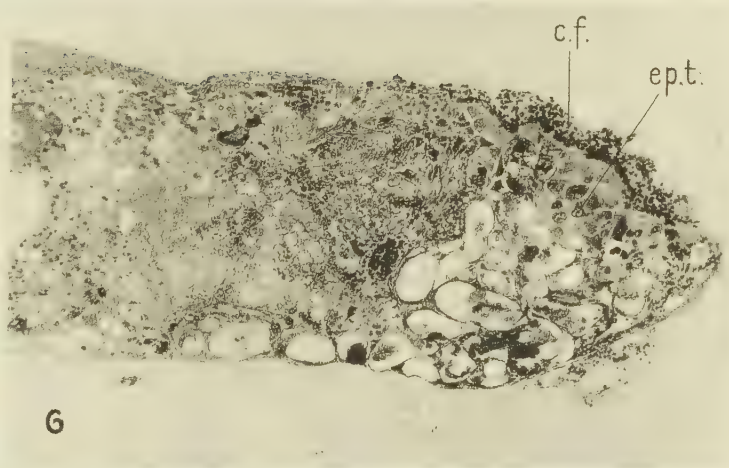
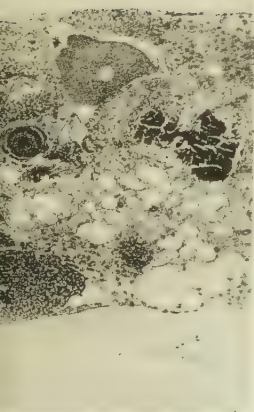
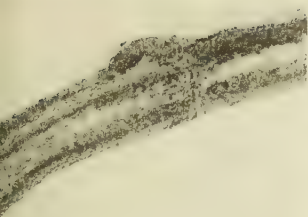
1. — *Orchestia gammarella*. Femelle, $\times 5$.
2. — *Orchestia gammarella*. Mâle adulte, $\times 4$.
3. — *Orchestia gammarella*. Femelle pourvue d'un ovaire greffé dans la cavité péri-cardiale ; l'implantat est bien visible à travers le tégument, la vitellogenèse des ovocytes étant suffisamment avancée, $\times 5$.
4. — *Orchestia gammarella*. Portion terminale du canal déférent avec la glande androgène. L'extrémité du canal déférent et l'apophyse génitale ont été écrasées au moment de l'extraction. Préparation *in toto*, colorée au carmin aluné. La structure de la glande androgène : cordon cellulaire replié plusieurs fois sur lui-même, est visible, $\times 100$.
- 5 et 6. — *Orchestia gammarella*. Coupe parallèle au plan sagittal de la gonade d'une femelle pubère, masculinisée par greffe d'une glande androgène. La fixation a été faite après la cinquième mue postopératoire, $\times 77$.
- 5 : Région antérieure de la gonade. Les ovocytes, groupés vers le bord interne (en haut), sont manifestement en dégénérescence ; vaste zone de spermatogenèse, *spg* : spermatogonies.
- 6 : région postérieure. Un épithélium testiculaire (*ep. t.*) s'est formé ; il apparaît surmonté d'un important amas de cellules folliculeuses (*c. f.*), rejeté à l'extérieur de la gonade. Vers le bord externe de la gonade (en bas) : nombreux follicules vides d'ovocyte.
7. — *Orchestia gammarella*. Autre coupe dans la gonade de la figure 5. *ov.* : ovocyte en dégénérescence ; *spe.* : spermatocyte ; *spz.* : spermatozoïdes ; *ep. t.* : cellule de l'épithélium testiculaire ; *c. f.* : cellules folliculeuses, $\times 410$.

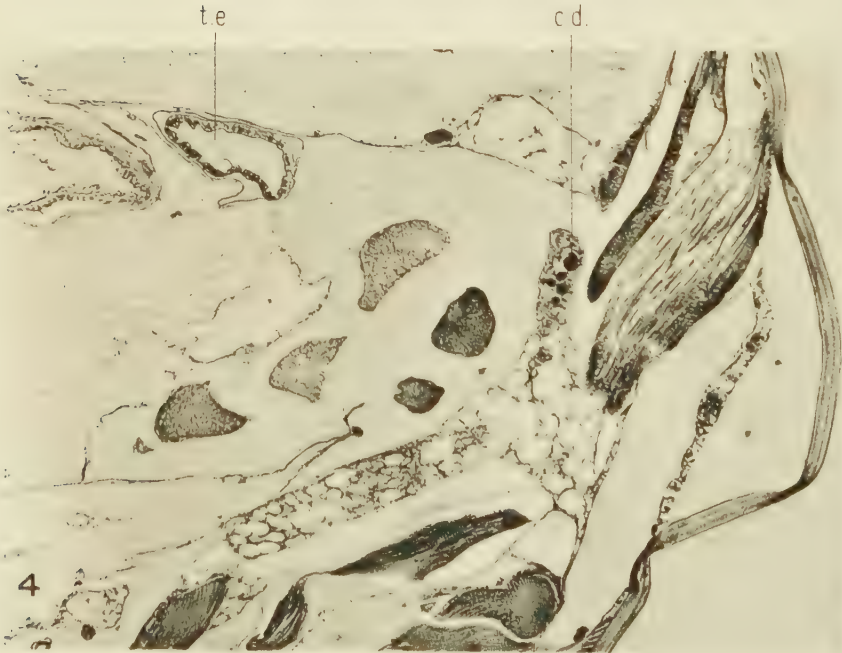
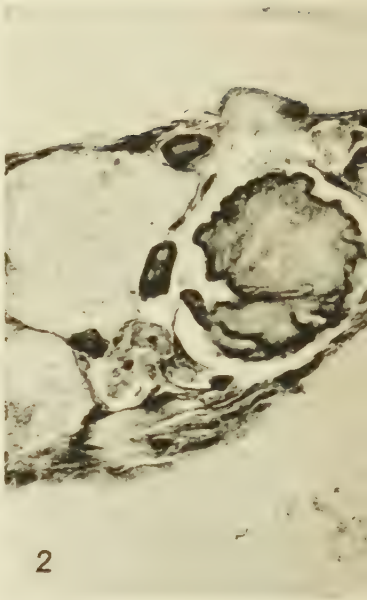
PLANCHE II

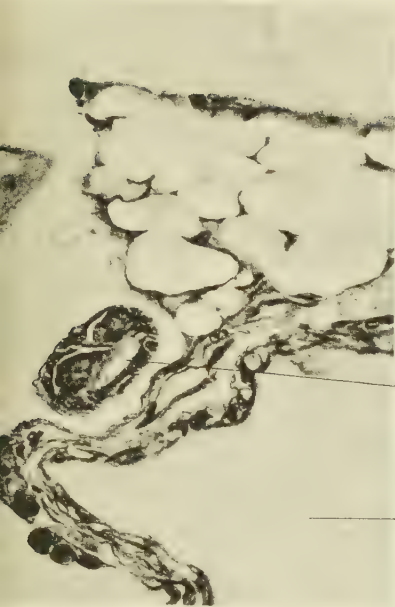
1. — Femelle pubère d'*Orchestia gammarella* masculinisée par implantation d'une glande androgène. Coupe transversale dans le septième segment thoracique, postérieure à la gonade. Le trait interrompu représente la projection du trajet suivi par le canal déférent induit ; ce trajet est identique à celui du canal déférent chez un mâle normal. *c, d* : canal déférent ; *i* : intestin ; *t, e* : tube excréteur, $\times 23$.
- 2 à 5. — Différenciation d'un canal déférent chez une femelle d'*Orchestia gammarella*, après la greffe d'une glande androgène.
- 2 et 3 : coupes transversales au niveau de l'extrémité postérieure de la gonade gauche : la différenciation du canal déférent (*c. d.*) débute à ce niveau, dans le mésenchyme situé au-dessus de l'intestin (*i*), $\times 350$ et $\times 700$.
- 4 et 5 : coupe postérieure aux précédentes ; différenciation du canal déférent dans le mésenchyme latéral ; de grosses gouttes de mucus remplissent les alvéoles, $\times 85$ et $\times 370$.
6. — Femelle d'*Orchestia gammarella* masculinisée par implantation d'une glande androgène. Coupe sagittale de l'extrémité postérieure de la gonade et du canal déférent (après dissection). Le canal déférent a gardé une structure alvéolaire ; il ne communique pas avec la gonade. Des spermatocytes sont visibles dans la gonade où les ovocytes ont disparu, $\times 180$.



Caractères sexuels sec

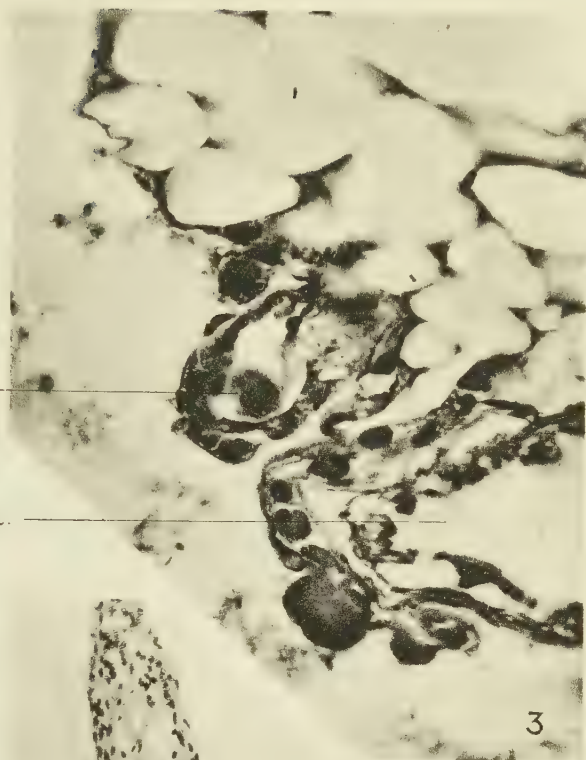




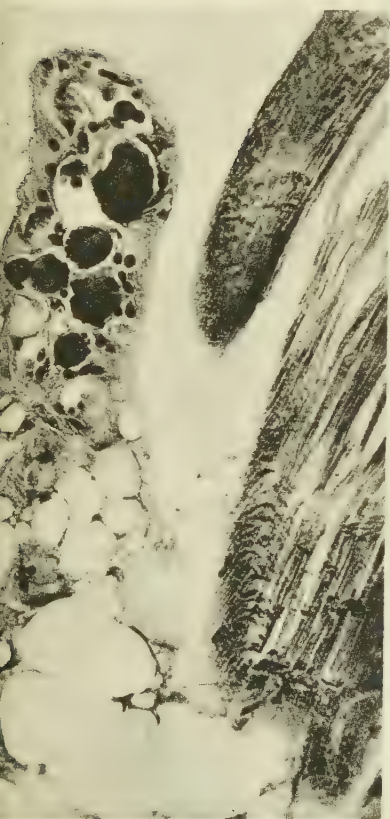


c.d.

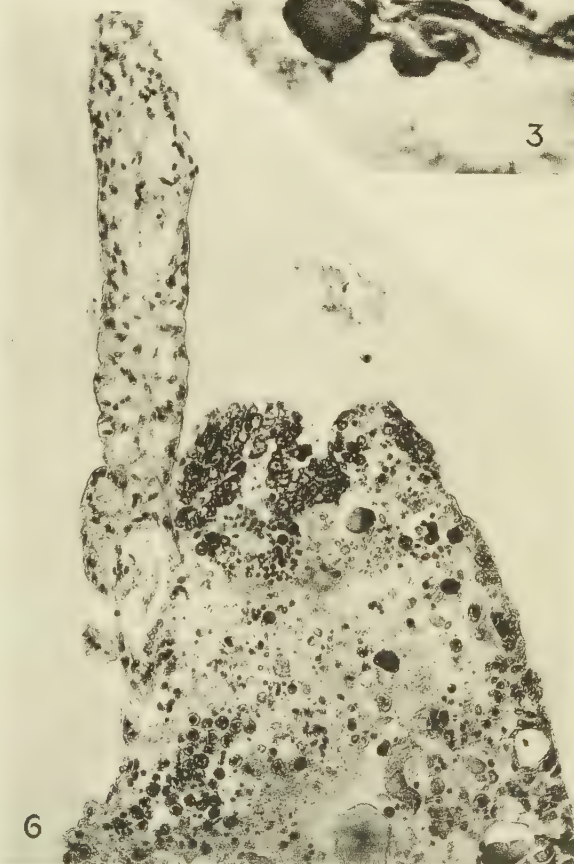
i.



3



6



Phototypic Duval.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

HORMONES ET ACTIVITÉ DES GONADES CHEZ LES INSECTES

Vu et approuvé :

Paris, le 8 Avril 1957.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J. PÉRÈS

Vu

et Permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie
de Paris,

Jean SARRAILH

